N° D'ORDRE : 4

THÈSES

PRÉSENTÉES POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR ÈS SCIENCES

DE L'UNIVERSITÉ DE BESANÇON

PAR

PIERRE KENNEL

Licencié ès Sciences

PREMIERE THÈSE

CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT ET DE LA RÉSORPTION DE LA MOELLE OSSEUSE DES OISEAUX

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 11 Novembre 1910 devant la Commission d'Examen

MM. Ant. MAGNIN ..... Président.
L. CHARBONNEL-SALLE ... } Examinateurs
P. PARMENTIER ..... }

BESANÇON
1, RUE DU PALAIS, 1
1910

THÈSES

PRÉSENTÉES POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR ÈS SCIENCES

DE L'UNIVERSITÉ DE BESANÇON

PAR

PIERRE KENNEL

Licencié ès Sciences

PREMIÈRE THÈSE

CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT ET DE LA RÉSORPTION DE LA MOELLE OSSEUSE DES OISEAUX

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 11 Novembre 1910 devant la Commission d'Examen

MM. Ant. MAGNIN ..... Président.
L. CHARBONNEL-SALLE... } Examinateurs.
P. PARMENTIER ..... }

BESANÇON
1, RUE DU PALAIS, 1
1910

UNIVERSITÉ DE BESANÇON

FACULTÉ DES SCIENCES

Doyen : M. Magnin.

Assesseur : M. Perreau.

Professeurs : M. Lebeuf, astronomie.
M. Carrus, calcul différentiel et intégral.
M. Andrade, mécanique.
M. Perreau, physique.
M. Boutroux, chimie générale.
M. Tissier, chimie appliquée (en congé).
M. Gault, chargé du cours.
M. Fournier, géologie et minéralogie.
M. Charbonnel-Salle, zoologie.
M. Magnin, botanique générale.
M. Parmentier, botanique agricole.

Secrétaire de l'Université : M. Suffren.

PLAN

Chapitre I.	Introduction	Pages	5
— II.	Historique	—	9
— III.	Exposé de la technique	—	16
— IV.	Le développement et la résorption de la moelle adulte de certains os des oiseaux, au point de vue histologique	—	19
— V.	La résorption de la moelle au point de vue expérimental	—	35
— VI.	Observations diverses et considérations générales sur la pneumaticité	—	42
— VII.	Conclusions	—	50
	Index bibliographique	—	53
	Explications des planches	—	57
	Planches et dessins	—	63

PREMIÈRE THÈSE

CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT

ET DE

LA RÉSORPTION DE LA MOELLE OSSEUSE DES OISEAUX

PAR

Pierre KENNEL

CHAPITRE PREMIER

INTRODUCTION

La disparition de la moelle de certains os des oiseaux et la pneumaticité qui en résulte font depuis longtemps le sujet d'études de naturalistes qui l'ont traité, d'ailleurs, en se plaçant à des points de vue très divers.

Les uns, en étudiant le mécanisme de la respiration chez l'oiseau, ont été appelés, tout naturellement, à constater les relations existant entre les os et les sacs respiratoires ; à étudier l'influence de la vacuité des os sur la respiration elle-même, sur le vol ; et parmi les physiologistes qui ont vu la question sous ce jour, citons : Méry, Richard Owen, Hunter, Camper, Sappey, Campana, Milne-Edwards, Paul Bert, Cuvier...

D'autres ont abordé le sujet d'une manière descriptive, ils ont examiné le squelette de nombreuses espèces choisies dans les divers ordres de la classe, ont reconnu que la pneumaticité était développée surtout chez les bons voiliers, nulle dans quelques genres seulement ; ils ont dans chaque genre compté les os pneumatisés ; recherché

par quels os et par quel point de chaque os commence la pneumatisation ; décrit le prolongement des sacs, en un mot, ils se sont livrés à des énumérations anatomiques. Il convient de mentionner dans ce groupe, à côté de quelques noms déjà cités plus haut : Guillot, Jacquemin, Nitzsch, Parker, etc.

Quelques uns ont plus particulièrement étudié la moelle des oiseaux à ses divers stades de développement, de façon à en déterminer la structure et la constitution élémentaire, surtout au point de vue de l'origine des globules du sang. Ce sont : Van der Stricht, Gegenbaur, Robin, Rindfleisch, Denys, Bizzozero, M^lle^ Dantschakoff, etc.

« *Mais la manière dont disparaît la moelle, et aussi la manière dont elle se reforme après une fracture, pour disparaître à nouveau, n'ont pas été l'objet d'études précises* » (Paul Bert, Leçons sur la Respiration, p. 317).

Nous nous sommes proposé de combler cette lacune. Nous ne voulons pas dire que, depuis ces lignes de Paul Bert, les naturalistes ne se soient pas occupé de la question ; nous verrons, au contraire, dans l'historique que Campana, en France, et plus récemment quelques auteurs, en Allemagne, ont étudié la pneumatisation de la moelle des os des oiseaux. Mais nous nous sommes placé à un point de vue légèrement différent et nos résultats concordent généralement si peu avec ceux de Wildermuth, Strasser, M^me^ Blumstein, etc., qu'il nous a paru y avoir quand même quelque chose à faire sur ce sujet. Non pas que nous ayons la prétention, dans ce modeste travail, de l'avoir épuisé ; nous savons fort bien qu'il reste beaucoup à étudier et que nous n'avons fait qu'apporter une petite pierre à l'édifice...

Nous avons donc voulu voir par quel processus les os des oiseaux se vident de leur moelle, dans quel ordre les éléments et les tissus disparaissent, et étudier le mécanisme même de leur disparition ; bref, nous avons

traité la pneumatisation des os des oiseaux au point de vue histologique.

Il fallait évidemment saisir le phénomène en quelque sorte sur le vif, et pour cela, suivre à des phases déterminées et suffisamment rapprochées, la moelle dans son évolution. Nous nous sommes adressé, pour nos expériences, au poulet domestique *(Gallus domesticus)*. Cet oiseau, outre qu'on peut se le procurer aisément, présente l'avantage, à côté d'une taille au dessus de la moyenne, d'avoir certains os des membres pneumatisés (humérus), alors que les autres conservent leur moelle pendant toute la vie.

Nous avons donc sacrifié des poulets de semaine en semaine, jusqu'à la résorption complète qui est effectuée vers la 8e semaine. Les résultats auxquels nous sommes parvenus sont exposés dans le chapitre IV.

Nous avons aussi, sur des poulets adultes, pratiqué des fractures d'humérus et étudié la moelle de reconstitution. Nous avons voulu savoir si certaines conditions expérimentales avaient quelque influence sur le processus, la durée, la date ou le mécanisme de la résorption, et nous avons été amené à réaliser quelques expériences de physiologie : saignées et occlusion de sacs aérifères. (Chapitre V).

Chemin faisant, nous avons eu l'occasion de nous faire une opinion sur l'origine des éléments figurés du sang, sur les théories dualiste et simpliste, etc. Ces observations diverses, qui ne se rapportent qu'indirectement à notre sujet, ont été consignées dans le chapitre VI à côté de quelques considérations générales sur la pneumaticité.

Enfin, nous n'avons pas cru devoir présenter cette thèse sans tirer quelques conclusions, nous espérons qu'elles paraîtront justifiées par l'exposé détaillé des faits et par les figures et photographies que nous avons recueillies au cours de nos recherches.

Maintenant, qu'il nous soit permis d'adresser à notre vénéré Maître, M. le professeur Charbonnel-Salle, l'assurance de notre bien vive reconnaissance. Il nous a assisté tous les instants de sa haute science et en guidant pas à pas nos recherches, il a été pour nous un ami autant qu'un professeur.

Nous remercions aussi sincèrement M. Ch. Mathiot, le sympathique préparateur, pour le bienveillant intérêt qu'il nous a porté durant le cours de nos travaux.

Un dernier mot pour M. Stéphane Daigney, employé au laboratoire de zoologie, qui, par sa ponctualité et son amabilité dans le service, a beaucoup facilité notre tâche.

P. K.

CHAPITRE II

Historique

Pour nous conformer à l'usage, nous devons maintenant donner un exposé historique de notre sujet. Aussi bien, si nous nous limitions strictement à l'objet spécial de nos recherches, nous n'aurions presque rien à dire, car très peu nombreux sont les auteurs *qui se sont occupés des phénomènes histologiques de la régression médullaire et des conditions qui peuvent influer sur elle.* Nous croyons devoir donner un exposé général des travaux publiés sur la pneumatisation du squelette des oiseaux. Nous présenterons les idées des auteurs sans y apporter de critiques, nous réservant de les indiquer en exposant nos propres recherches.

L'absence de moelle dans les os de certains oiseaux et l'état de vacuité de ces organes n'ont pas échappé aux anciens observateurs. Le premier exposé de ces faits a paru au commencement du XIII^e^ siècle dans un *Traité sur la Chasse* de l'empereur Frédéric II (1).

Vers le milieu du XVI^e^ siècle, Coiter (2) vit que les poumons des oiseaux sont perforés. Plus tard, en 1671, Harvey (3), en étudiant l'anatomie des oiseaux, trouva que les orifices de la surface des poumons conduisent dans de grands réservoirs à air logés dans l'abdomen.

En 1774, Camper(7), anatomiste hollandais, et J. Hunter, physiologiste anglais, constatèrent que l'air, après avoir traversé le poumon, se répand jusque dans l'intérieur des

os ; qu'en insufflant de l'air par la trachée, on pouvait faire sortir ce fluide par un trou pratiqué dans un os.

Albers (12) fit respirer pendant six heures un coq par l'humérus.

Cuvier (13), dans un mémorable ouvrage, écrit : « Les oiseaux ont à cet égard une structure fort particulière : tous leurs os, presque sans exception, sont vuides à l'intérieur ; mais leurs cavités ne contiennent que de l'air et jamais de moelle. »

Jacquemin (21, 22) a observé parfois des os mixtes, c'est-à-dire en partie médullaires et en partie pneumatiques. Il a rapporté cet état au non achèvement du processus de pneumatisation, ou à la jeunesse de l'animal, ou au mode anormal d'existence : captivité dans les ménageries, domesticité, insuffisance du vol. Il prétend que la cause principale de la pneumatisation de l'oiseau est dans la pression atmosphérique exercée pendant la locomotion sur les tissus perméables qui composent le corps.

Flourens (24) pense que, au début de la vie, la force composante présidant à l'accroissement de l'os en épaisseur prédominant, les os restent médullaires ; mais qu'à l'époque où les épiphyses se soudent, la force de décomposition prend la prépondérance et que les os se perforent pour entrer en communication avec l'appareil respiratoire, les « sucs médullaires » disparaissent pour faire place à l'air.

Sappey (26), qui a particulièrement étudié l'appareil respiratoire des oiseaux, écrit dans un ouvrage paru en 1847 : « Le squelette des oiseaux est médullaire pendant toute la durée de son développement ; lorsqu'il a atteint le dernier terme de son évolution, ce qui a lieu dans un laps de temps variable de quelques semaines à 6 ou 8 mois, les orifices de communication avec les réservoirs aériens s'établissent et la moelle disparaît peu à peu ; cette résorption des sucs médullaires s'accomplit de proche en

proche, de l'orifice aérifère où elle se montre d'abord, jusqu'au point qui en est le plus éloigné ; sur plusieurs Gallinacés, sur quelques Palmipèdes et particulièrement sur un jeune cygne, nous avons trouvé les humérus moitié aérifères et moitié médullaires, sur tous la moelle occupait l'extrémité antibrachiale du canal osseux. »

Parker (31) fit une observation relative à la disparition de la moelle osseuse par suite d'un jeûne excessif. « I prepared the skeleton of a cuckoo (Cuculus canorus) in which all the bones of the limbs except the humeri contained marrow. A few years afterwards I obtained an adult cuckoo, which had died of starvation, and the was positively no oil in the bones. »

Paul Bert (37) expose brièvement l'état de la question et critique certaines contradictions entre les auteurs. « On a constaté qu'un certain nombre d'oiseaux ne possèdent que des os pleins, et ce sont des oiseaux non voiliers (Apteryx et certains Pingouins). Chez la plupart, l'air s'étend dans l'humérus et même le fémur, dans le sternum et la colonne vertébrale, mais les détails varient beaucoup... Nitzsch (19) et depuis R. Owen (20) ont même fait voir que les Calaos, oiseaux peu voiliers, ont de l'air jusque dans les phalanges des pattes. »

Nous empruntons maintenant de larges citations à Campana (38) qui a magistralement traité la Physiologie de la respiration chez les oiseaux. C'est un des rares auteurs qui aient abordé le problème que nous nous sommes proposé de résoudre dans ce travail.

« Dans les discussions relatives à la physiologie de la moelle des os, on avance qu'il n'existe pas de moelle dans les os pneumatisés des oiseaux. C'est une erreur suivant moi. Les cavités des os les mieux pneumatisés contiennent toujours au moins des traces de tissu médullaire ; et il y a même des os dont la cavité contient moins d'air que de moelle. On a prétendu que des os médullaires pouvaient

se pneumatiser chez des oiseaux livrés à de longs jeûnes. Les savants qui ont émis cette assertion me paraissent ignorer ce qu'est un os pneumatique. Un os pneumatique est nécessairement garni de pertuis déterminés qui laissent un prolongement du réceptacle s'introduire dans sa cavité. Que peut-il y avoir de commun entre ces dispositions organiques et le régime de l'animal? »

Puis, l'auteur cherche à donner du phénomène des explications d'ordre évolutif. « L'appareil pneumatique osséo-réceptaculaire obéit pendant son développement à un mouvement de diffusion, en vertu duquel il vient occuper un plus ou moins grand nombre des espaces disponibles du tronc... Il faut rattacher à ces espaces les cavités centrales médullaires des os... La pneumatisation des os, considérée dans l'ensemble de la série ornithologique, apparaît dès lors comme le résultat d'une simple prolongation, de durée variable suivant les espèces, du processus de formation des réceptacles mêmes...

« La fossette est située près de l'articulation de l'os coracoïde, et quand le pneumatisme est notable, les pertuis qui la garnissent s'ouvrent de bas en haut, dans une sorte de canal ou de cheminée enfermée dans la cavité de l'os, ainsi que cela se voit à l'humérus. On voit par là que le processus de la pneumatisation d'un os ne consiste pas dans la simple perforation de sa paroi, au point de contact avec le réceptacle pneumatique, mais qu'il subit au préalable, dans son intimité, des modifications en rapport avec sa future manière d'être.

« Chez les oiseaux, on doit, à mon avis, distinguer les os en pneumatiques, médullaires et pneumato-médullaires. J'ai néanmoins observé que, même parmi les os les mieux pneumatisés, on n'en trouve point qui soit absolument privé de moelle. Dans les épiphyses de l'humérus, par exemple, on en rencontre toujours quelques traces...

« Il me semble reconnaître que le processus de pneu-

matisation part du centre ou de l'axe du squelette pour s'avancer plus loin, vers la périphérie et les membres, avec prédominance manifeste à l'envahissement des régions supérieures. En un mot, le processus d'ostéo-pneumatisation serait centrifugal supérieur...

« Les éléments propres de la moelle ne disparaissent jamais en totalité, pas même dans les os pneumatisés au maximum des oiseaux ; et la moindre lésion du tissu osseux les fait se reproduire en grande quantité et reproduire ainsi de la moelle fœtale. Nous en concluons que les oiseaux adultes à squelette pneumatisé offrent deux stades différents de la régression normale de la moelle osseuse : dans le premier, la graisse remplace, pour la majeure partie ou pour la presque totalité, le tissu médullaire proprement dit ; dans le second, l'air atmosphérique vient à son tour prendre la place de la substance adipeuse. »

Pour Siebold et Stannius (27 *bis*), la disparition de la moelle serait causée par la dilatation des cellules du diploé.

Strasser (39) pense que la pneumatisation dérive d'un double phénomène : d'une part, la création d'interstices entre les éléments squelettiques ; d'autre part, le remplissage par l'air des dits interstices. Il y aurait lieu de distinguer entre la pénétration de l'air à l'intérieur de l'os et son expansion lorsqu'il a pénétré. La pneumatisation paraît dépendre de la croissance de l'os ; le sac aérien ne jouerait à l'occasion aucun rôle actif. Il faut que la place soit préparée.

Wildermuth (5) décrit la *mucosa pneumatica* qui tapisse les cavités aériennes de l'os. Il trouve un épithélium pavimenteux. Il pense que l'opinion de Owen est soutenable, à savoir que les sacs aériens ont une fonction respiratoire. Comme condition préliminaire de la résorption de la moelle, il faut mentionner les perturbations de nutrition causées par le rétrécissement du *Canalis nutritis*. Il a constaté un stade intermédiaire pendant lequel la

moelle est visqueuse. Il a trouvé à la périphérie de la partie déjà pneumatisée une aire claire, blanchâtre, qui tranche sur la couleur rouge de la moelle ordinaire.

Il a extrait des alvéoles du diploé une moelle visqueuse, gélatineuse, quelquefois amorphe, présentant d'autres fois des fibrilles contournées. De nombreux leucocytes et hématies y sont inclus.

Bizzozero (34, 35) a étudié les transformations particulières de la moelle adipeuse pendant les jeûnes et constaté l'effusion de substance gélatineuse hors des vaisseaux pour remplacer la graisse disparue.

M^me^ Blumstein (52) a fait récemment une très intéressante étude sur la résorption de la moelle osseuse chez le pigeon. Ses procédés ne paraissent pas indemnes de tout reproche, nous exposons néanmoins ses résultats :

Au moment où le sac aérien pénètre à l'intérieur de l'humérus, la moelle est transformée en moelle adipeuse. On rencontre des plages où les éléments sont plus nombreux. La paroi musculaire des artères est peu développée. M^me^ Blumstein a constaté, en outre, une transformation fibreuse de la moelle au contact du sac aérien. Elle estime que, dans le processus de pneumatisation, il ne peut être question d'une action de la paroi du sac aérien, non plus que d'une action chimique ou desséchante de l'air. Elle explique le phénomène par une action mécanique (p. 35). « So bleibt denn in der That kaum eine andere möglichkeit zur Erklärung des Vorganges übrig, als der Hinweis auf die Änderung der mechanischen Verhältnisse des Markes, welche durch das Hereintreten des Luftsackes hervorgerufen wird. »

Et plus loin (p. 50), elle constate le phénomène. « Es wird also in relativ kurzer Zeit eine sehr erhebliche Resorption Arbeit geleistet : Fett, Blutgefässe, zum Teil, vielleicht auch Blutkörperchen, und ein sehr umfängliches Fasergerüst, das alles wird zum völligen Schwund

gebracht. Ein näheres Studium dieser Vorgänge ist sicher von grossem Interesse ; es muss dasselbe aber den Gegenstand einer besonderen Untersuchung bilden. »

Mme Mira Lurje (53) pense que la résorption de la moelle est dûe à une sorte de diastase ou de « croissance expansive ».

Dans l'historique ci-dessus, nous ne faisons nulle mention des écrits publiés sur la structure, le développement, le rôle hémopoiétique de la moelle ; or, nos recherches comporteront nécessairement des allusions à ces travaux, car il est clair qu'on ne peut étudier la régression de la moelle sans suivre son développement. Nous aurons soin de mentionner à l'occasion les mémoires, publications, etc., relatifs à cette partie de la question et de les citer dans notre index bibliograhique.

CHAPITRE III

—

Exposé de la Technique

Les humérus de poulet, rapidement disséqués et débarrassés des chairs attenantes, étaient pesés. Puis, à la scie ou aux ciseaux, ils étaient débités en cylindre de 1/2 centimètre environ de longueur. La moelle était extraite avec une aiguille et les extrémités des blocs ainsi obtenus étaient retranchées pour éliminer les substances étrangères qui auraient pu pénétrer avec la scie.

Nous avons employé deux liquides fixateurs (1) :

1° Le liquide de Flemming, qui permet de déceler parfaitement les graisses colorées en noir par l'acide osmique ;

2° Le liquide de Zenker, fixateur excellent des éléments figurés.

La moelle d'un humérus était fixée avec le premier, la moelle de l'autre avec le second.

Pour le mode d'emploi des fixateurs, nous avons suivi les indications des traités d'histologie de Vialleton et

(1) Nous donnons, à titre documentaire, les formules des fixateurs, tels que nous les avons employés.

Zenker		Flemming	
Eau distillée.	100 gr.	Acide chromique à 10 p. 100	15 gr.
Bichromate de potassium .	5 —	Acide osmique à 1 p. 100 .	80 —
Bichlorure de mercure . .	10 —	Acide acétique cristallisable	10 —
Sulfate de sodium	2 —	Eau distillée.	95 —
Acide acétique cristallisable	5 —		
Formol à 1 p. 100	100 —		

concerne le Zenker, nous n'avons laissé les pièces que très peu de temps (48 heures au maximum) dans la série des alcools. Les résultats étaient d'ailleurs aussi bons.

Comme substance d'inclusion, nous avons choisi la paraffine fondant à 52°. Certains auteurs préconisent d'utiliser deux sortes de paraffines, la molle (fondant à 45°), puis la dure (60°). Cette méthode complique la technique déjà assez longue sans présenter d'avantages très appréciables.

Nous avons, après essais, préféré la paraffine au collodion ou à la celloïdine, les coupes sont d'une plus grande minceur. Nous avons constaté que, dans l'inclusion à la paraffine, il importait surtout que les pièces soient bien imprégnées d'un liquide dissolvant de la paraffine, de xylol, par exemple, pour l'étude des éléments, de chloroforme pour la distribution des graisses. On pourrait également employer le toluène ou l'essence de bois de cèdre. C'est là que réside le secret des bonnes inclusions.

La méthode préconisée par M. le professeur Vialleton, dans son traité d'histologie, nous a paru excellente.

La délicatesse des tissus de la moelle osseuse oblige à colorer les coupes sur la lame. Les coupes de 1 à 5 μ, faites avec le microtome à bascule, très supérieur comme régularité et finesse au microtome à chariot, doivent être collées. Pour cela, nous avons employé un mélange de une partie de collodion officinal et de une partie d'essence de girofle, étendu en une mince couche sur toute la surface de la lamelle porte-objet. Les coupes, débarrassées de la paraffine par le xylol ou le chloroforme et passées dans la série des alcools, étaient soigneusement lavées avant la coloration. Il faut avoir soin que le courant d'eau ne soit pas trop violent, car il détacherait les coupes et les entraînerait.

Nous avons employé comme colorants (1) pour les coupes fixées au Flemming : la safranine et le picro indigo carmin ; pour les pièces au Zenker, l'éosine et l'hématoxyline alunée.

Etant donnée la complexité des coupes, une grande netteté de vision était nécessaire ; aussi les avons nous montées dans la glycérine plutôt que dans le baume de Canada ; puis lutées de la manière ordinaire.

Le microscope était de chez Nachet, oculaire 2, objectif 3 et 7, avec condensateur.

Les dessins ont été effectués à la chambre claire.

Nous avons aussi microphotographié quelques préparations. Cette méthode, moins bonne pour les détails, offre cependant plus de garanties que le dessin. Les résultats les plus satisfaisants ont été obtenus avec les plaques anti-halo, marque Simplex, de chez Lumière.

Comme source lumineuse, nous disposions d'un puissant bec Auer, et la lumière était tamisée par une couche d'eau.

La durée de pose variait de trois à cinq minutes.

---

(1) Formules des Colorants

Safranine de Grübler

Safranine O	0 gr. 500
Alcool absolu	50 —
Eau distillée	50 —
Eau anilinée	50 —

Picro indigo carmin

Carmin d'indigo	0 gr. 500
Eau distillée	150 —
Solution aqueuse saturée d'acide picrique	75 —

Eosine à l'eau

Eosine à l'eau	1 gr.
Alcool absolu	20 —
Glycérine, Eau distillée	aa 50 —

Hématoxyline

Hématoxyline	0 gr. 500
Alcool absolu	5 —
Alun de potasse	25 —
Eau distillée	500 —

CHAPITRE IV

—

Le développement et la résorption de la moelle adulte de certains os chez les oiseaux.

Pour nos travaux, nous avions besoin de poulets d'âge très exactement connu, et plutôt que de les acheter, nous avons fait, à la campagne, couver des œufs. Nous nous sommes placé dans les conditions les plus normales, les poulets sont nés au terme exact et ont vécu de la vie ordinaire. Nous avons dû élever plusieurs couvées et nous avons constaté que les résultats n'étaient pas absolument identiques entre eux, c'est-à-dire que, par exemple, la pneumatisation était de quelques jours plus avancée dans l'une que dans l'autre. Nous ne savons pas exactement à quoi attribuer ces différences. Elles sont dûes peut-être aux conditions diverses de température, au climat, à l'état hygrométrique de l'air, à l'alimentation, etc. ; elles sont, en tous cas, une résultante des variations extérieures. On pouvait d'ailleurs constater des différences assez sensibles d'individu à individu. Il est évident que ces constatations ne peuvent infirmer en rien les résultats définitifs.

Les poulets étaient tués au chloroforme. Il suffisait d'une inhalation de une ou deux minutes. Contrairement à d'autres expérimentateurs, nous n'avons pas saigné nos sujets. Nous avons jugé préférable de laisser tout le sang dans les vaisseaux, d'étudier le tissu médullaire, autant que possible, à l'état normal.

Nous avons toujours fait deux séries de coupes du même objet, les unes longitudinales, les autres transversales ; c'est suivant nous, la seule méthode capable de donner une idée précise de la constitution des tissus complexes ; il serait même utile, quelquefois, de faire des coupes obliques pour voir parfaitement les rapports entre les divers éléments.

Nous décrirons dans ce chapitre la moelle aux divers âges les plus caractéristiques de son existence. Nous la verrons vivre et mourir. C'est d'abord un jour avant l'éclosion, puis à un jour, douze jours, trois semaines, quatre, cinq, six et sept semaines. Vers la huitième semaine, la moelle a disparu de la diaphyse de l'humérus du poulet. Il en reste cependant dans les alvéoles des épiphyses où elle prend une structure particulière et persiste toute la vie durant.

Avant de décrire la moelle osseuse aux différents âges, il nous paraît utile de donner une courte description de sa constitution générale, d'après nos recherches, lesquelles ne font d'ailleurs que confirmer, dans les grandes lignes, les résultats des histologistes qui l'ont étudiée avant nous.

Bien que la moelle forme un tissu assez compact, il y a lieu, nous semble-t-il, d'y distinguer trois parties : 1° le réticulum de soutien, que d'autres appellent parenchyme ; 2° le réseau vasculaire ; 3° les éléments libres ou cellules remplissant les mailles du réticulum.

1° Le réticulum, d'une extrême ténuité, *surtout dans les âges les plus jeunes du développement de la moelle,* est constitué par des cellules conjonctives anastomosées en tous sens, tellement que sur les coupes longitudinales et sur les coupes transversales, son aspect est le même. Les mailles ou alvéoles, elliptiques, n'ont pas la même surface ; leurs dimensions peuvent varier dans d'assez notables proportions. L'épaisseur de leur paroi

n'est pas non plus uniforme. Ces alvéoles renferment souvent des cellules adipeuses occupant toute leur cavité ; le noyau de celles-ci n'est pas visible, non plus que le protoplasme écrasé contre la membrane cellulaire. Ailleurs, ce sont des éléments de la série leucocytaire qui les remplissent, quelquefois même, c'est une sorte de substance gélatineuse. Le volume du réticulum, par rapport au volume total de la moelle, est très faible, peut-être le centième.

2° Le réseau vasculaire occupe des sinus du parenchyme. Il est assez simple. Il se compose d'une grande artère pénétrant par le trou nourricier (situé à peu près au milieu de la diaphyse) et s'avançant jusqu'au centre de la moelle où elle se divise en *T* et envoie à angle aigu, dans toutes les directions, de fines artérioles, qui, contrairement à l'opinion de M^me^ Blumstein (52) ont une paroi musculaire assez épaisse. Ces artérioles se résolvent en fins capillaires très peu nombreux. Nous n'avons jamais vu les capillaires artériels s'aboucher aux capillaires veineux (Bizzozero, 34), nous pensons qu'ils s'ouvrent directement dans les lacunes situées entre les alvéoles réticulaires. Quant aux « capillaires veineux », ils ne nous paraissent pas avoir de paroi propre, ce sont plutôt des lacunes qui s'irradient dans toute l'épaisseur de la moelle et finissent par se réunir en un grand vaisseau qui chemine, le plus souvent, parallèlement à l'artère nourricière. De grandes veines n'ont parfois qu'un revêtement épithélial et le tissu médullaire environnant ne présente pas de différenciation.

Il résulte de ces constatations que le sang doit circuler dans la moelle osseuse avec une extrême lenteur.

3° La nature des éléments n'est pas la même à tous les âges. S'il est vrai que l'on y rencontre toujours des globules rouges et des globules blancs, il y a aussi des petits leucocytes granuleux, caractéristiques de la moelle des

jeunes oiseaux ; des lymphocytes ; des leucocytes mononucléaires ordinaires et hémoglobinifères ; des leucocytes éosinophiles ou acidophiles, neutrophiles, basophiles ; des myéloplaxes, des érythroblastes, parfois des ostéoclastes et des Plasmazellen, qui apparaissent aux divers âges de la moelle. C'est pourquoi il est difficile, sinon impossible, de donner la composition élémentaire moyenne de la moelle osseuse.

Les éléments sanguins et médullaires proprement dits constituent la plus grande partie de la moelle qui, lorsqu'ils ont disparu, est réduite à un très petit volume.

Description de la moelle du poulet, un jour avant la sortie de l'œuf, *Planche I* (fig. 1).

L'humérus est un os de 13 m/m environ de longueur sur 1 m/m de diamètre au milieu de la diaphyse. Son poids moyen est de 100 milligrammes. L'ossification est encore peu avancée. La moelle est un mince filament blanchâtre, mesurant à peine 1/2 m/m de diamètre et remplissant toute la cavité de l'os. Son poids n'est que de 20 milligrammes environ. Elle est très diffluente et cependant parfaitement constituée. Le réticulum est distinct, les mailles sont de grandeur très variable, leur D. va de 6 à 40 μ. Elles renferment des cellules adipeuses, mais en très petit nombre. Les espaces interlacunaires sont bourrés de petits leucocytes à multiples noyaux éosinophiles, sphériques, dont le diamètre varie de 2 à 4 μ. L'artère centrale a un D. interne de 40 μ et un D. total de 90 μ. Elle renferme des hématies elliptiques de 8 μ à noyaux de 2 μ très apparents. Les artérioles ont un D. moyen de 20 μ et renferment, elles aussi, des hématies et quelques leucocytes ; elles sont comme enveloppées de leucocytes éosinophiles, sur une épaisseur de 50 μ. C'est à ce niveau qu'ils sont les plus nombreux, ainsi que dans la zone externe de la

moelle ; mais ici leur volume est plus grand, il peut atteindre le double et le triple des éosinophiles du centre. *Faut-il pour cela en faire une espèce particulière? Nous ne le pensons pas.*

Quelques plages, vivement colorées, sont constituées par des éléments que nous classons parmi les leucocytes mononucléaires. Ils sont *serrés les uns contre les autres, tellement qu'ils affectent des formes polyédriques*. Leur D. est de 7 a 8 μ et leur noyau a 3 μ. Les plages atteignent 100 μ de D. nous n'avons pas pu y distinguer de paroi.

Moelle de un jour, *Planche I* (fig. 2).

La longueur de l'humérus est d'environ 15 m/m, son D. est de un peu plus de 1 m/m. Son poids moyen, 120 milligrammes. La moelle encore très diffluente ne pèse que 25 milligrammes.

A l'examen histologique, nous n'avons constaté, en ce qui concerne le réticulum et le réseau vasculaire, que très peu de différences avec la moelle de l'âge précédent. Tout au plus, pourrait-on dire que les mailles sont légèrement plus grandes. Les artérioles sont peu nombreuses, et ici nous ferons remarquer *que leurs parois, bien qu'épaisses, renferment d'assez nombreux leucocytes* La gaine d'éléments autour des vaisseaux est toujours nettement visible. Le trait le plus caractéristique, et qui frappe au premier abord, *c'est que la moelle renferme de la graisse en quantité abondante*. Sur une coupe transversale, on compte plusieurs centaines de cellules adipeuses, vivement colorées en noir par l'acide osmique, de grandeur variable, allant de 6 à 20 μ. Elles remplissent, en quelque sorte, les alvéoles du parenchyme et sont principalement abondantes dans la zone périphérique. On les retrouve d'ailleurs à tous les âges. Il est donc incontestable *que la moelle est un réservoir de graisse et qu'elle emmagasine une partie de la graisse*

de l'œuf, apportée par les leucocytes, qui s'en débarrassent, qui l'excrètent, durant leur passage à travers ce tissu. La présence des cellules adipeuses dans la moelle ne serait pas, comme le prétendent des auteurs, en particulier Campana (38), un indice de dégénérescence, mais bien *la résultante de la fonction de réserve* pour les graisses, qui lui est dévolue, ou peut-être simplement *l'accomplissement d'une fonction adipogénétique.* La moelle est aussi plus riche en éléments que précédemment. Tous les espaces laissés disponibles par les graisses en sont bourrés. L'élément qui domine est toujours le leucocyte éosinophile, il y a en outre quelques hématies et leucocytes mononucléaires. Nous signalerons l'existence de quelques grands leucocytes polynucléaires de 10 à 20 μ de D. avec 2, 3 ou 4 noyaux. On les rencontre principalement à la périphérie de la moelle et en très petit nombre : une dizaine environ par coupe transversale ; ce sont les *myéloplaxes* de certains histologistes.

Moelle de douze jours.

La longueur de l'humérus est de 25 m/m, son D. au milieu de la diaphyse, de 2 m/m ; au niveau des épiphyses, de 6 m/m ; son poids moyen, 250 milligrammes.

La moelle, de couleur rouge, occupe toute la longueur de l'os et pèse 100 milligrammes ; les coupes sont actuellement faciles à exécuter. La consistance de la moelle est ferme.

Les mailles du réticulum ont de 10 à 25 μ de D. et elles renferment toujours de nombreuses cellules adipeuses, surtout à la périphérie. Le D. moyen des artérioles est de 50 μ et le D. intérieur de 20 μ. Les capillaires artériels ont de 6 à 8 μ.

L'élément dominant actuellement est le leucocyte mononucléaire. Son D. est de 8 μ ; le noyau a 4 μ. Presque

partout, le tassement lui donne une forme polyédrique. Les leucocytes éosinophiles et basophiles sont encore nombreux ; ils sont assemblés par plages assez vastes à la périphérie. Quelques lymphocytes. Les hématies sont plus abondantes.

En certains points sur les bords de la coupe, se rencontrent *des fragments de moelle amorphe à consistance gélatineuse, colorés en rouge orangé et présentant de grandes lacunes circulaires ou elliptiques, pouvant atteindre 100 μ sur 30, lesquelles renferment des fragments de réticulum avec quelques éléments peu nombreux*, en mauvais état, qui nous paraissent être des leucocytes dégénérés. D'autres sont épars et isolés dans la masse.

Moelle de trois semaines, *Planche II* (fig. 1).

La longueur de l'humérus est de 30 m/m, son épaisseur de 3 m/m au milieu de la diaphyse et de 10 m/m aux épiphyses. Son poids est de 650 milligrammes et celui de la moelle de 250 milligrammes. Toute la cavité de la diaphyse est remplie de moelle rouge, ainsi que le tissu spongieux des épiphyses.

Le pertuis ou pore pneumatique existe actuellement. C'est un trou elliptique de 2 m/m 5 de longueur sur 1 m/m 5 de largeur, situé à l'extrémité brachiale de l'humérus, au niveau de jonction, entre la diaphyse et l'épiphyse. Il met en relation la cavité médullaire et l'air extérieur par l'intermédiaire du poumon. du sac claviculaire et d'un des deux prolongements de ce sac. Comment s'est-il ouvert ? Quel a été le mode de résorption de l'os ? Quelle est la cause du phénomène ? Autant de questions encore obscures et dont la solution nécessitera de nouvelles recherches. Il y a lieu toutefois de supposer, en ce qui concerne la dernière, *que le prolongement aérien du sac claviculaire est l'agent qui, par une pression continuelle sur l'os, au*

même point, finit par perforer le tissu osseux qui, comme on le sait, est très malléable et sensible aux actions mécaniques extérieures (1).

Les mailles du réticulum ont de 15 à 30 μ de D. Le nombre des cellules adipeuses reste stationnaire. Les alvéoles, bourrés d'éléments, occupent les trois quarts de la surface totale, très peu sont vides. Les artérioles ont un diamètre moyen de 50 μ. On aperçoit maintenant, de façon très nette, les lacunes veineuses pleines de globules de différentes tailles. Dans les coupes longitudinales, on ne saurait les suivre sur de grandes longueurs en raison de leurs inflexions latérales. Leur diamètre atteint 50 et 80 μ. Nous avons même remarqué la veine principale, de 150 μ de largeur, sans paroi propre. Bizzozero (34, 35) dit que, dans ces vaisseaux, les globules adultes suivent l'axe et qu'autour d'eux se placent deux sortes d'éléments : les leucocytes et les érythroblastes ou globules rouges jeunes ; nous n'*avons pas constaté cet ordre hiérarchique entre les éléments*, mais simplement que les hématies sont plus abondantes aux abords des vaisseaux que partout ailleurs.

De tous les leucocytes, ce sont les éosinophiles qui dominent, on trouve néanmoins beaucoup de basophiles, de mononucléaires et quelques lymphocytes. A signaler l'absence des mégacaryocytes à noyau tourmenté, caractéristiques de la moelle des mammifères à cet âge.

La plage de moelle gélatineuse est entourée de moelle ordinaire.

Enfin, *dans une coupe faite aux abords du pertuis, on peut constater de nombreuses fissures qui, partant du pertuis, pénètrent dans le tissu médullaire, qui est comme déchiré, déchiqueté*. C'est la première phase de la pneumatisation.

(1) Marey, *La machine animale*. Paris, 1873. Chap. : Variabilité du squelette, p. 89.

Moelle de quatre semaines, *Planche II* (fig. 2) et *Planche III* (fig. 1).

La longueur de l'humérus est 37 m/m ; sa largeur au point le plus étroit de la diaphyse, 4 m/m, et moyenne des épiphyses, 10 m/m ; son poids est de 1 gramme. La moelle pèse 400 milligrammes.

La pneumatisation se continue à partir du pertuis qui mesure 2 m/m sur 3. *L'air pénètre par cet orifice et existe dans la cavité de l'os parallèlement à la moelle sur une longueur d'environ 15 m/m. A ce niveau, la moelle ne se développe plus. De fines trabécules osseuses sont visibles là où la moelle est absente.*

La moelle au contact de l'air a un aspect blanchâtre, partout ailleurs elle est rouge. Dans les épiphyses, des travées osseuses englobent des capsules de moelle qui persisteront pendant toute la vie de l'oiseau. La moelle rouge de l'extrémité antibrachiale ne présente pas de grandes différences avec la moelle de l'âge précédent. Il faut indiquer toutefois que les graisses réunies en grandes cellules en occupent maintenant la partie médiane et qu'à ce niveau le réticulum est brisé. *Les graisses ont été comme expulsées par les éléments, qui occupent tout l'espace périphérique.*

Quant à la moelle aérée, il faut y distinguer trois zones :

1° *Au milieu et séparant les deux autres, une zone adipeuse avec de gros blocs de graisse allant de 80 à 100 μ. Le réticulum et quelques éléments disséminés sont en mauvais état.*

2° *Au contact direct de l'air, la moelle est bourrée des éléments les plus divers, parmi lesquels ceux de la série leucocytaire dominent. Les alvéoles en sont pleins,*

il n'y a pas d'espace disponible. Le réticulum n'est pas visible, les artérioles ont un D. moyen de 80 μ.

3° *Enfin, la zone profonde, où les alvéoles de 30 à 40 μ sont généralement vides de leurs éléments. Les lacunes veineuses en renferment encore.*

Moelle de cinq semaines, *Planche III* (fig. 3).

La longueur de l'humérus est 45 m/m. Son épaisseur à la diaphyse, 5 m/m ; aux épiphyses, 10 et 13 m/m. Le pertuis a maintenant 2 m/m sur 4. Le poids de l'os est 1 gr. 200, la moelle pèse 200 milligrammes.

La moelle a totalement disparu sur une longueur de 25 m/m et des trabécules osseuses réunissent les parois de la cavité. De minces lamelles osseuses, transparentes, sont tendues entre elles. La moelle aérée est comme précédemment très riche en éléments. Ce sont surtout des leucocytes éosinophiles et des hématies. *Au contact de l'air, les éléments sont détruits ; peu à peu, ils se désagrègent et constituent une masse informe, d'apparence fibreuse, uniformément colorée en rouge par l'éosine. C'est une sorte de feutrage destiné à protéger la moelle, c'est comme un moyen de défense de celle-ci contre l'envahissement de l'air.*

Puis, à mesure qu'on s'éloigne de l'air, les éléments deviennent de moins en moins nombreux, les mailles du réticulum qui mesurent 30 μ sur 50 sont absolument vides et il ne reste que le parenchyme de soutien.

La moelle gélatineuse dont nous avons parlé dans notre description des premiers stades existe toujours. *Les artérioles et surtout les capillaires veineux sont remplis d'éléments ; cela indique que la circulation n'est pas du tout supprimée, ni même entravée,* comme le pense Wildermuth. *Il faut admettre, pour expliquer ces caractères de la moelle de quatre et cinq semaines, que les éléments sont attirés vers l'air par tropisme,* tout comme on le démontre expérimentalement en histologie. *Là, tout se passe comme s'ils subissaient*

de la part de ce gaz une double action, à la fois physique (dessication) et chimique (oxydation). Sur ce point, nous sommes donc en désaccord avec Wildermuth, Strasser, M^me^ Blumstein.

Les graisses sont moins abondantes.

Nous noterons la présence, à l'extrémité antibrachiale de la diaphyse, dans la moelle non aérée, d'une vaste plage de 200 μ de diamètre, limitée par les parois des alvéoles vides réticulaires et constituée par de petits leucocytes basophiles de 3 à 4 μ avec des traînées d'hématies et de leucocytes hémoglobinifères.

Moelle de quarante-huit jours, *Planche III* (fig. 2)

La longueur de l'humérus est 52 m/m ; sa largeur, 5 m/m 1/2 à la diaphyse ; 12 et 16 m/m aux épiphyses.

Son poids est de 1775 milligrammes. La moelle ne pèse plus que 50 milligrammes. Le pertuis a 2 m/m 1/2 sur 4 m/m 1/2.

Il ne reste plus de moelle que sur 1 centimètre environ de longueur, à l'extrémité antibrachiale de l'humérus. *Cependant, on remarque, accolées à la paroi, des traînées blanchâtres qui sont en relation avec ce qui reste de moelle. Elles sont constituées par le parenchyme et le réseau vasculaire de la moelle disparue. Elles ne persistent d'ailleurs pas très longtemps et on ne les trouve qu'aux abords immédiats de la moelle subsistante. Plus loin, elles ont disparu.* Comment ? *Ou bien ces tissus se réduisent en une fine poussière qui, peu à peu, est éliminée, ou bien elles finissent par s'incorporer à l'os et constituer du tissu osseux.* Cette dernière hypothèse nous paraît la plus vraisemblable.

Les travées osseuses dont nous avons parlé sont de plus en plus nombreuses et épaisses. *Il se produit comme un travail de remplissage. L'os pourrait donc s'accroître par l'intérieur, et le périoste ne serait pas l'agent unique et indispensable de l'accroissement de l'os en épaisseur.*

A l'examen microscopique, on constate l'existence de

très nombreuses plages de moelle gélatineuse avec éléments isolés englobés. Dans certaines coupes, il ne reste plus que quelques petites cellules adipeuses à la périphérie. D'autres fois, sur d'autres animaux du même âge, les graisses sont abondantes et constituent des blocs énormes. *La richesse en graisse de la moelle est probablement subordonnée aux circonstances et aux états divers de l'animal.*

Les mailles du parenchyme (30 à 50 μ) sont vides, sauf dans les parties au contact de l'air où se rencontrent les derniers leucocytes. Les vaisseaux subsistants sont rapetissés, ils renferment cependant des éléments ; l'artère centrale, en particulier, contient quelques hématies en mauvais état (très allongées, 10 μ sur 2). Les leucocytes sphériques ont 7 à 8 μ.

Humérus de deux mois.

La longueur est 58 m/m ; sa largeur au milieu de la diaphyse, 6 m/m ; aux épiphyses, 13 et 17 m/m ; son poids est de 2 gr. 250. Le pertuis a 2 m/m 1/2 sur 5 m/m. *Il n'y a plus de moelle dans la diaphyse de l'humérus.* Cependant, *si on examine l'os par transparence, on aperçoit deux ou trois plages rosées de quelques millimètres de diamètre. L'os ouvert, il apparaît que chacune de ces taches est une enclave de moelle rouge isolée de la cavité aérienne par une cloison osseuse et irriguée par une fine artériole se détachant de l'artère nourricière. Ces plages ne subsistent d'ailleurs pas pendant toute la vie de l'oiseau, le tissu osseux vient bientôt prendre la place de la moelle et le vaisseau nourricier devenu inutile se dessèche et meurt. Il ne nous paraît pas trop hasardé de dire que, dans ce cas, la moelle a subi une transformation osseuse.*

L'artère nourricière de la moelle subsiste alors qu'il n'y a plus de moelle diaphysaire, elle est adhérente à la paroi, a 1/2 m/m de diamètre et envoie de fines ramifications à la moelle épiphysaire et au tissu osseux lui-même.

Ce serait une erreur de croire que l'os pneumatisé est

absolument vide. *Le travail de remplissage s'est continué et le 1/3 au moins du volume de la cavité est occupé par du tissu osseux.* Les minces lamelles jetées d'une trabécule à l'autre se sont épaissies et se présentent comme des parois de 1 m/m d'épaisseur. *L'ensemble forme un réseau inextricable. Nous pensons que ce sont des travaux de soutien destinés à donner à l'os évacué une plus grande solidité.*

Jusqu'ici, nous avons laissé de côté le sac pneumatique pour ne pas nous répéter à chaque description, nous pensons donner maintenant notre opinion à ce sujet. Les auteurs ont admis l'existence d'une *mucosa pneumatica* tapissant les cavités aériennes de l'os, ce serait le prolongement huméral du sac claviculaire à l'intérieur de l'os. *Malgré* nos efforts et *les imprégnations à l'Azotate d'Argent des parois internes de l'os, nous n'avons, à aucun moment, rencontré l'épithélium pavimenteux caractéristique des sacs aériens,* qu'il est si facile au contraire de déceler à l'extérieur. Par contre, en disséquant nos animaux, *nous avons fort bien vu le prolongement du sac aérien s'appliquer et adhérer au cartilage de la tête de l'os et aux muscles entourant le pertuis, nous ne l'avons pas vu pénétrer.* En admettant qu'il pénètre, il faut admettre aussi que, pour tapisser les cavités de l'os, il se subdivise et envoie des prolongements presque à l'infini, en raison de la grande complexité de ces cavités. Cela nous paraît peu probable, mais étant donnée la grande autorité des savants qui ont affirmé la pénétration du sac aérien dans l'humérus, comme d'autre part cette pénétration est rationnelle d'après ce qu'on sait sur le développement des sacs aériens, et qu'enfin ce tissu fort délicat a pu échapper à notre examen, nous nous contentons de mettre un point d'interrogation. En tous cas, *nous affirmons que rien ne sépare l'air de la moelle, pas même l'infime épaisseur d'un épithélium pavimenteux.*

Moelle épiphysaire.

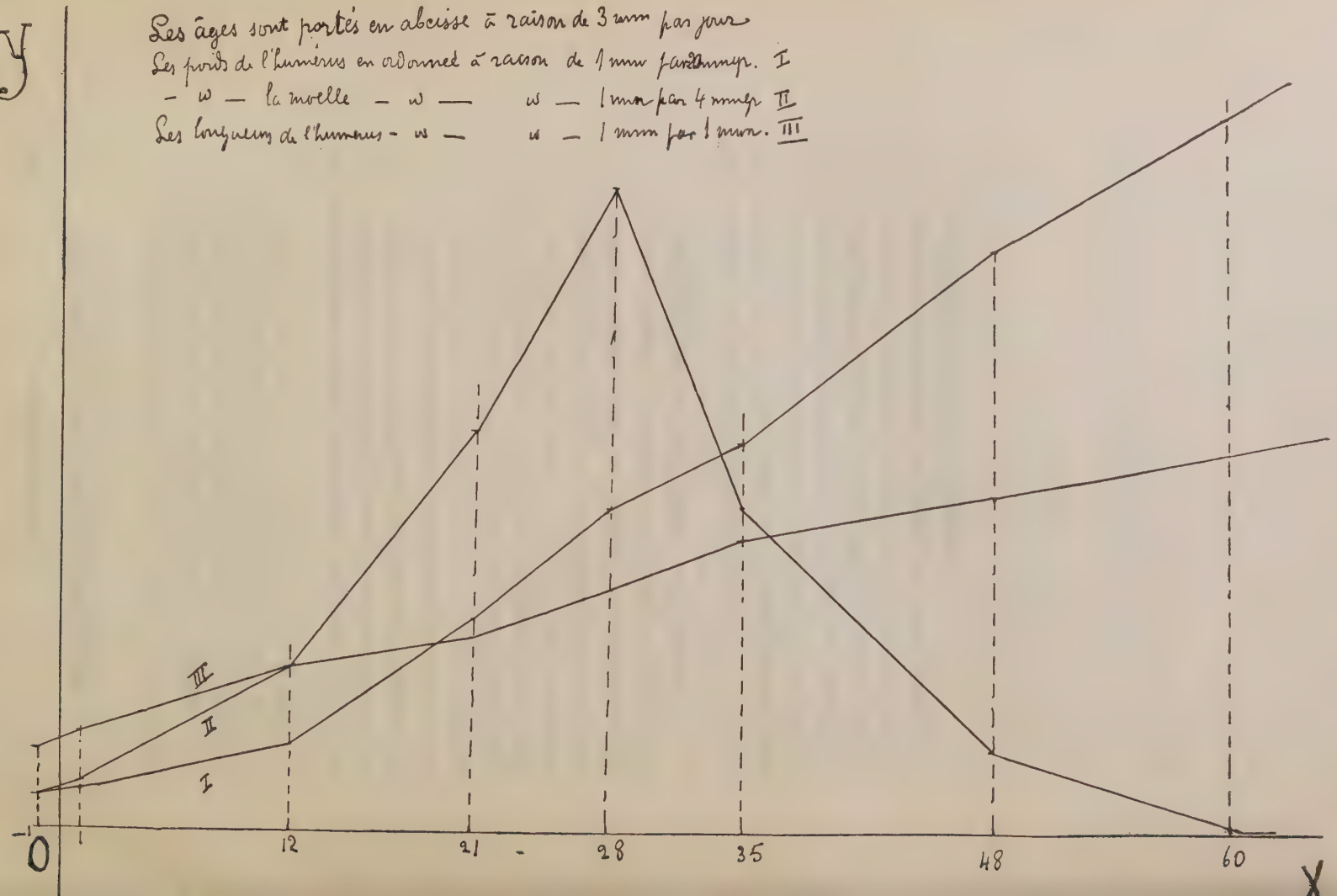
Toute la vie durant, il reste de la moelle dans le tissu spongieux des épiphyses. Elle est isolée dans les alvéoles et prend une structure particulière. Le tissu est plus dur, d'une grande compacité. Tout est uniformément coloré en rouge par l'éosine. On y distingue des éléments très serrés et difficiles à déterminer, paraissant être des leucocytes atrophiés de 3 à 4 μ de D.; d'autres présentent la teinte rouge brique, caractéristique de l'hémoglobine. Il n'existe pas de cellules adipeuses et nous n'avons pas pu voir de vaisseaux. Le réticulum n'est pas non plus visible.

Nous avons maintenant terminé la description histologique des divers états de la moelle en décroissance, nous avons vu l'air pénétrer dans l'os, entourer la moelle et la détruire ; l'humérus est vide et considérablement allégé, environ des 2/5 de son poids. Voici le tableau récapitulatif de nos pesées et de nos mesures de l'humérus aux différents âges.

TABLEAU RÉCAPITULATIF

AGE	LONGUEUR DE L'HUMÉRUS en millimètres	POIDS DE L'HUMÉRUS en milligrammes	POIDS DE LA MOELLE en milligrammes
-1 jour	13	100	20
1 —	15	120	25
12 jours	25	250	100
21 —	30	650	250
28 —	37	1000	400
35 —	45	1200	200
48 —	52	1775	50
60 —	58	2250	»

Et ci-contre les courbes montrant ces résultats :


Les âges sont portés en abcisse à raison de 3 mm par jour
Les poids de l'humérus en ordonnée à raison de 1 mm par 1 mgr. I
— w — la moelle — w — w — 1 mm par 4 mmgr II
Les longueurs de l'humerus - w — w — 1 mm par 1 mm. III
y
x
0
12
21
28
35
48
60
I
II
III

INTERPRÉTATION DES GRAPHIQUES

I. Courbe des poids de l'humérus. — La courbe s'élève assez régulièrement. On constate cependant une ascension plus rapide de 12 à 21 jours, alors que le pore pneumatique se creuse, et surtout de 21 à 28 jours, quand l'air commence sa pénétration.

II. Courbe des poids de la moelle. — La courbe s'élève lentement jusqu'à 12 jours, plus vite de 12 à 21 jours et surtout de 21 à 28 jours. *A 28 jours, elle passe par un maximum,* l'air est en ce moment en contact de la moelle. A partir de cet instant, la courbe s'abaisse rapidement jusqu'à 35 jours, puis de plus en plus lentement jusqu'au 60e jour. Alors elle arrive à zéro, il n'y a plus de moelle dans l'os. *Le processus de pneumatisation est donc surtout rapide dans les débuts du phénomène.* La chute comme l'ascension sont assez rapides, cela s'explique par la faible durée de la moelle.

III. Courbe des longueurs de l'humérus. — Cette courbe est la plus régulière. C'est presque une ligne droite. Elle s'écarte cependant de sa direction générale de 21 à 28 jours, où son allure est plus rapide. En résumé, *de 21 à 28 jours, toutes les courbes dévient sensiblement. C'est le moment de la pénétration active de l'air dans l'os ; l'oiseau passe par une période rapide de croissance.*

CHAPITRE V

—

La résorption de la moelle au point de vue expérimental

Première Expérience. — *Appauvrissement de la masse du sang par saignées.*

Nous avons extrait 3 ou 4 centimètres cubes de sang, soit environ le 1/5 du volume total (1), à deux reprises, en saignant la veine humérale. La première fois, alors que le poulet avait un mois, et une semaine plus tard. L'oiseau ne parut pas le moins du monde incommodé. A six semaines, il fut sacrifié.

A la dissection, le poids de l'humérus fut trouvé de 1650 milligrammes, sa longueur était de 49 m/m, son épaisseur de 5, 10 et 15 m/m. La moelle, rouge écarlate, pesait 220 milligrammes et remplissait la cavité sur une longueur de 22 m/m, jusqu'au niveau de l'artère nourricière, cela, bien entendu, à l'extrémité antibrachiale. Le poids seul de la moelle nous permet de constater qu'elle est plus abondante que chez le poulet normal. Si l'on se reporte, en effet, à la courbe II, on déduit aisément que le poids de la moelle devrait être d'environ 120 milligrammes. Il y a donc une différence de presque le double en faveur de l'animal saigné, et cependant nous n'avons pas extrait de grandes quantités de sang.

(1) Nous admettons, pour donner ce chiffre, que la masse du sang chez l'oiseau est sensiblement la même que chez le mammifère, et nous prenons comme moyenne le 1/15 du poids total.

La saignée a donc, pour le moins, ralenti le processus de pneumatisation.

A l'examen microscopique, nous avons constaté la présence de graisses, mais elles n'étaient pas abondantes ; elles ont dû faire place aux éléments. Au contact de l'air, la moelle est très serrée. Il n'existe pas d'espace vide, toute la surface est bourrée d'éléments et l'aspect de la coupe présente beaucoup d'analogies avec celui de la moelle épiphysaire, que nous avons étudiée. Les hématies sont très abondantes, plus que dans toutes les moelles par nous examinées. Leur nombre atteint quelquefois le 1/3 du chiffre total des éléments, elles occupent non seulement les vaisseaux, mais encore dessinent de larges traînées parmi les leucocytes. A côté d'elles, il faut mentionner la présence de *leucocytes hémoglobinifères sans noyau et de tous les intermédiaires entre eux et les leucocytes éosinophiles ordinaires.* Cela semblerait confirmer la théorie soutenue par Rindfleish (42), Neumann (33), à savoir que les globules rouges proviennent des globules blancs par transformation hémoglobique.

On trouve aussi des lymphocytes des 4 à 5 μ ; des petits leucocytes éosinophiles, des leucocytes mononucléaires, et quelques grands leucocytes polynucléaires. Il faut encore noter l'existence d'une vaste plage de 250 μ de D. comprenant exclusivement des hématies et des leucocytes hémoglobinifères. Des plages de cette nature ont déjà été constatées par M^lle^ Vera Dantschakoff.

On voit donc que le fait de saigner un oiseau a donné un coup de fouet à la moelle ; non seulement le phénomène de résorption s'est ralenti, mais encore elle a recouvré une activité nouvelle, caractérisée par le grand nombre d'éléments remplissant les alvéoles et surtout par la quantité extraordinaire de globules rouges et d'éléments hémoglobinifères. *La zone aérée et serrée forme comme un feutrage épais mettant la moelle à l'abri des atteintes de l'air*

et lui permettant d'accomplir sa fonction hémopoiétique, plus particulièrement importante dans l'état anémique où nous avons placé notre sujet.

Nous sommes donc, sur ce point, complètement d'accord avec les expérimentateurs qui ont déjà étudié l'influence des saignées sur le développement de la moelle des oiseaux et, en particulier, avec M^lle^ Dantschakoff (1). Les saignées provoquent un plus grand développement de la moelle rouge, qui n'occupe plus seulement la partie supérieure du fémur et du tibia, mais leur longueur tout entière. Ces faits confirment, une fois de plus, la grande faculté d'adaptation, la merveilleuse plasticité qu'ont les organes pour répondre aux besoins généraux de l'individu.

2^e^ Expérience. — *Injection d'une masse obturante dans le prolongement huméral du sac cervical.*

L'idée directrice de cette expérience était d'occlure le sac aérien et d'empêcher la pénétration de l'air à l'intérieur de l'humérus. Nous l'avons réalisée de la sorte : Le sac aérien en question affleure sous l'aisselle, il est situé immédiatement sous la peau. Il suffit de regarder sous l'aile d'un oiseau pour le voir se gonfler et se détendre à chaque mouvement d'expiration et d'inspiration. Il nous a suffi d'un léger coup de scalpel pour ouvrir un orifice suffisant à la pénétration de l'injection ; cette opération très légère ne pouvait causer aucun trouble à l'oiseau, alors âgé de 16 jours.

Nous avons employé comme masse d'injection la paraffine fondant à 50°. L'expérience, simple en elle-même, est d'une réalisation pratique assez difficile. On ne peut, en effet, injecter la paraffine à plus de 60°, par crainte de

(1) De semblables expériences ont été faites chez les mammifères et les résultats furent analogues. Voir *Traité de Physiologie*, Morat et Doyon, tome I, page 822.

causer à l'animal des brûlures qui pourraient infirmer les résultats, d'autre part il faut opérer assez rapidement pour que la masse n'ait pas le temps de se figer dans la seringue et puisse être injectée. Nous avons dû chauffer la seringue en verre, à 70 ou 80°, y faire pénétrer rapidement la paraffine et pousser l'injection sans plus tarder. Le seul passage de l'instrument dans l'air suffit à ramener la masse d'injection à la température normale ; nous ne sommes parvenu à une très bonne réalisation de l'expérience qu'en opérant dans une pièce très chauffée. La masse était aussitôt solidifiée qu'injectée. Les poulets opérés furent remis en liberté ; pendant quelques minutes, l'état d'équilibre de leur corps paraissait être rompu ; en marchant, ils tombaient fréquemment du côté opéré, mais bientôt ils furent habitués et l'expérience ne sembla pas les avoir affectés.

Résultats

1° *A cinq semaines,* un des poulets a été sacrifié. *Du côté opéré, l'humérus est plein de moelle ; de l'autre côté, la pneumatisation a fait son œuvre. La différence entre les deux est très appréciable. L'opération a donc entravé le processus de pneumatisation.*

2° *A deux mois,* l'autre poulet a été tué. *L'humérus à l'état normal est complètement vide de moelle. L'humérus, du côté opéré, renferme de la moelle sur une longueur d'environ un centimètre, à l'extrémité antibrachiale. Le poids de cette moelle subsistante est de 100 milligrammes.*

L'opération a donc apporté un retard dans le processus de pneumatisation.

Interprétation des Résultats

Dans la première phase de l'expérience, le bouchon de paraffine fermant complètement, ou à peu près, le prolongement aérien, empêchait la pénétration de l'air et la

pneumatisation était à peine esquissée. Mais l'animal grandissant, et nous avons précisément constaté une croissance rapide à cette époque, *le sac aérien s'est dilaté et le volume du bouchon ne pouvant que diminuer, l'air s'est frayé un passage, il a contourné l'obstacle, est arrivé au contact de la moelle et a accompli, dès ce moment, son œuvre de destruction.*

Cette expérience nous donne, semble-t-il, le droit de nous exprimer ainsi et d'attribuer à l'air une part active dans le phénomène. *Elle confirme d'ailleurs les résultats acquis par l'histologie.*

On comprend, qu'étant donnée la croissance de l'oiseau, facteur qu'il est impossible d'éliminer, *les résultats ne puissent être plus complets que ceux par nous obtenus, à savoir un retard de quelques jours.* Nous avions pensé exécuter l'expérience en liant le sac avec un fil souple qui l'aurait enserré. L'obturation eut été alors complète et définitive, malheureusement nous avons dû reculer devant de trop grandes difficultés anatomiques et nous nous sommes arrêté à la manière précédente qui, pour être moins radicale, nous a donné cependant des résultats appréciables.

3° Expérience. — *Blessure et fracture d'humérus.*

Le poulet opéré était âgé de deux mois, ses humérus étaient donc pneumatisés. Nous avons percé l'un de part en part d'un coup de scalpel ; et brisé l'autre au milieu de la diaphyse. Nous n'avons pas adapté d'appareil au membre brisé.

Une semaine plus tard, nous avons examiné les humérus. Extérieurement, l'os brisé présentait un énorme bourrelet de tissu conjonctif mesurant 18 m/m d'épaisseur sur 25 m/m de longueur. Son volume était plus grand, ainsi à 2 c/m de l'extrémité brachiale, l'épaisseur était de 10 m/m contre 7 m/m à l'os ordinaire. Le tissu osseux tout entier était hypertrophié ; le poids était de 6 grammes contre 2 gr. 150 pour l'autre humérus. La longueur des deux os était la même.

Résultats

1° Humérus fracturé, *Planche IV* (fig. 1). — *Au niveau de la fracture, la lumière de l'os était bouchée par un cal de 1 ‰ 1/2 de longueur. A l'extrémité brachiale de l'os où l'air pénètre, nous n'avons pas rencontré de moelle dans la cavité.*

A l'extrémité antibrachiale où, grâce au cal, l'air ne pénètre pas, il existe une abondante moelle rouge remplissant la cavité.

Le diamètre intérieur de l'épiphyse est de 1 ‰, alors que dans l'os ordinaire il n'est que 4 ‰.

2° Humérus blessé, *Planche IV* (fig 2). — *La blessure de scalpel est fermée et à son niveau s'est constitué un cal de 2 ‰ d'épaisseur. A l'extrémité brachiale où l'air pénètre, pas de moelle ; à l'extrémité antibrachiale où l'air ne pénètre pas, la moelle a réapparu.* L'artère nourricière de l'os a repris son volume normal, on l'aperçoit appliquée contre la paroi, traversant le cal et venant irriguer la moelle de reconstitution.

3° Examen microscopique de la moelle de reconstitution. — Le réticulum ou parenchyme de soutien est invisible. On remarque cependant, à la périphérie, quelques alvéoles, les plus grands ont 20 μ, mais leur paroi n'est pas très perceptible. Des cellules adipeuses assez nombreuses sont disséminées partout ; leur volume est faible : 10 à 20 μ de D. *Leur présence et leur réapparition en ce moment, prouvent que la moelle est un tissu où les leucocytes se débarrassent des graisses dont ils se sont imprégnés dans l'organisme.*

Le réseau vasculaire est très pauvre ; s'il existe, il ne comprend pas ces fines artérioles caractéristiques de la moelle ordinaire. Exceptionnellement, on aperçoit de grandes lacunes circulaires dont le D. atteint 3/10 de millimètre ; elles ne paraissent pas avoir de paroi propre.

Les plages de moelle gélatineuse sont très vastes ; sur certaines coupes, elles occupent le 1/3 de la surface totale.

Les éléments sont très abondants et de nature variée : des hématies constituant des traînées, des leucocytes acidophiles, neutrophiles, basophiles ; mononucléaires ; des petits et des grands lymphocytes ; certains grands leucocytes de nature particulière, *paraissant être à la fois basophiles et acidophiles,* le protoplasme est coloré en rose et le noyau constitué par un grand nombre de nucléoles teintés en bleu. Tous ces éléments sont disséminés sans ordre apparent. *La moelle de reconstitution n'a pas l'aspect d'un tissu comme la moelle ordinaire, il semble même que le réticulum n'existe qu'à la périphérie et qu'ailleurs la moelle ne soit qu'un agrégat d'éléments.*

Interprétation des Résultats

Il ressort très nettement de cette expérience, que l'air empêche la reconstitution de la moelle, là où il se trouve, ou bien, et cela revient au même, qu'il la détruit, au fur et à mesure de son apparition.

Le cal s'est formé suivant le mode habituel, puis derrière lui, les éléments apportés par l'artère nourricière ont subsisté et ont rempli la cavité. *Leur rôle est apparemment de permettre au tissu osseux une nutrition intensive. Peut-être même la moelle se reforme-t-elle uniquement parce que l'air ne pénètre plus ?* Lorsque la fracture est réduite, le cal disparaît, la cavité aérienne se dessine et la moelle est résorbée de la manière ordinaire.

Le contact de l'air est funeste et fatal à la moelle.

Il est bien évident que, dans l'expérience actuelle, *la paroi du sac aérien,* encore qu'elle pénétrerait à l'intérieur de l'os, *ne joue aucun rôle mécanique* et que *c'est uniquement à l'action de l'air, en particulier de l'oxygène, que l'on doit attribuer la résorption de la moelle.*

CHAPITRE VI

Observations diverses et considérations générales sur la pneumaticité.

Nous avions pensé utiliser les rayons de Rœntgen pour l'étude du degré d'avancement de la pneumatisation, sur l'oiseau vivant, cela nous aurait permis de ne sacrifier les animaux qu'aux époques les plus favorables pour l'étude. Des photographies d'os pleins, vidés de leur moelle et pneumatisés, nous laissaient bien augurer des résultats ; il y avait, en effet, une différence très nette entre eux : les os pleins étant uniformément noirs et les os vides très peu teintés au niveau de la cavité ; dans un humérus pneumatisé, les trabécules osseuses étaient très nettement visibles. *Planche IV* (fig. 3, 4, 5). Malheureusement, les expériences sur l'oiseau vivant n'ont pas été concluantes, cela s'explique par l'interposition, sur le trajet des rayons X, des plumes, du derme, des muscles ; et nous avons dû renoncer à cette méthode à peu près impraticable.

Nous aurions voulu exécuter un certain nombre d'autres expériences pour étudier l'action des influences extérieures sur la marche de la pneumatisation ; par exemple de la pression atmosphérique en l'augmentant et la diminuant, de l'alimentation, des infections et intoxications expérimentales ; nous aurions désiré élucider l'influence du vol sur la pneumatisation en l'empêchant, depuis la

naissance jusqu'à l'âge adulte, chez des oiseaux bons voiliers, etc. Nous espérons pouvoir consacrer, plus tard, quelques loisirs à ces recherches.

Nous avons étudié la constitution de la moelle des mammifères en même temps que celle de l'oiseau. Nous n'avons pas constaté de différences appréciables, ni dans le réticulum de soutien, ni dans le réseau vasculaire, ni dans la distribution des graisses. En ce qui concerne les éléments, les hématies sont anucléées et certaines catégories de leucocytes font défaut.

La question de l'origine des éléments figurés du sang est une de celles qui ont déjà le plus occupé les savants, tant physiologistes qu'histologistes (1). Et pourtant, il est impossible de dire qu'elle soit actuellement résolue.

Plusieurs opinions sont en présence, soutenues par des hommes éminents, nous les résumerons brièvement et nous dirons ensuite à laquelle nous nous rangeons.

1° Les globules rouges proviennent des globules blancs par transformation hémoglobique. Neumann a appuyé cette théorie, très simple en apparence. Köllicker, Rindfleisch, tout en l'admettant, pensent qu'on ne saurait trouver entre les *véritables globules blancs* et les globules

(1) A ce propos, il est regrettable que les divers auteurs aient employé des termes différents pour désigner les mêmes éléments, si bien qu'il est à peu près impossible au profane de se reconnaître dans cette vaste nomenclature, dont les termes, eux-mêmes, sont quelquefois inexplicables. Nous n'avons pas créé de mots nouveaux, nous n'avions que le grand embarras du choix. Il serait très désirable que les auteurs s'entendissent une fois pour toutes sur une nomenclature unique et simple. Les petits froissements d'amour-propre qui pourraient en résulter seraient largement compensés par la plus grande facilité qu'auraient les débutants à s'assimiler une question aussi complexe, les maîtres à comprendre les mémoires publiés à ce sujet.

rouges tous les intermédiaires. Plus récemment, Malassez a montré que les éléments cellulaires incolores qui, par des transformations continuelles, arrivent à former des globules rouges à noyau, ne sont pas des globules blancs, ils n'ont pas de mouvements amiboïdes et contiennent un noyau volumineux et sphérique.

2° Les globules rouges et les globules blancs dérivent de cellules indépendantes (leucoblastes et érythroblastes). Löwit fut le premier à admettre cette théorie, la plus universellement adoptée aujourd'hui. Elle a été soutenue par les Denys, les Van der Stricht, les Bizzozero.

3° Il existe une cellule d'origine commune au globule blanc et au globule rouge (Müller, Vera Dantschakoff).

Il semblerait à l'examen de la moelle adulte, et nous entendons par là toutes les moelles par nous examinées, que la deuxième de ces hypothèses soit la bonne et qu'il y ait une séparation totale et permanente entre les éléments des deux séries : hémoglobinifère et leucocytaire ou non hémoglobinifère. Ceux de la première, en effet, sont presque exclusivement cantonnés dans le réseau vasculaire, où ils se multiplient abondamment ; c'est la partie hématopoiétique, que d'autres appellent érythropoiétique de la moelle. Les éléments de la série leucocytaire se trouvent surtout dans les alvéoles du réticulum, à l'extérieur des vaisseaux, c'est là qu'aurait lieu la leucopoièse. Mais il est bien évident que ce n'est pas chez l'adulte, où ils ne font que se diviser par cayokinèse, ou se multiplier par bourgeonnement, qu'il faut rechercher l'origine des éléments, c'est chez l'embryon. Et c'est la grande objection que formulent aux dualistes les partisans de la théorie simpliste de l'origine des globules du sang. D'ailleurs, on rencontre, et nous avons rencontré, des éléments de la série hémoglobinifère, sans noyau, qui ne sont pas des hématies. Nous avons même vu les termes de passage entre eux et les leucocytes éosinophiles. C'est là un

sérieux argument contre la théorie dualiste qui veut mettre une cloison étanche entre les deux séries. On pourrait objecter que ces éléments dont nous parlons n'étaient pas des hématies, puisqu'ils n'avaient pas de noyau ; nous les avons, en effet, appelés leucocytes hémoglobinifères ; mais le critère entre les deux séries n'est-il pas la présence dans l'une et l'absence chez l'autre de l'hémoglobine ? La théorie dualiste, très commode pour l'explication sommaire de la constitution de la moelle osseuse ne nous paraît pas présenter une rigueur suffisante.

La première théorie que nous avons exposée, qui veut voir dans les hématies et les globules rouges les stades de vieillesse d'une unique série leucocytaire, n'est plus très en faveur, bien que certains faits semblent la confirmer, en particulier la découverte par les histologistes, de termes intermédiaires, nucléés pour les uns, anucléés pour les autres. La raison en est que les globules blancs apparaissent dans le sang postérieurement aux globules rouges.

Reste la dernière théorie, qui nous paraît des plus rationnelles et qui a été soutenue récemment par M^lle^ Vera Dantschakoff. Tous les éléments sanguins dériveraient d'une cellule unique mésenchymateuse, qui s'arrondirait et se transformerait en la cellule ordinaire génératrice du sang. Elle garderait sa faculté de différenciation pendant tout le temps d'activité de la moelle. Cet élément neutre, point de départ, est désigné parfois sous l'appellation de grand lymphocyte, M^lle^ Vera Dantschakoff l'appelle *hémoblaste lymphatique*. Suivant les conditions dans lesquelles il se trouve, cet élément se différencie : à l'intérieur des vaisseaux, il donne naissance aux globules rouges, en passant par toute la série des érythroblastes et des érythrocytes ; à l'extérieur, ce sont les petits lymphocytes, les myéloplaxes, leucocytes granuleux, mononucléaires, etc. Il existe des termes de passage entre les

divers éléments, qui dérivent les uns des autres, *sans pourtant qu'il puisse se produire de transformation régressive.* C'est cette théorie, très séduisante à tous les points de vue et qui semble donner la plus lumineuse explication des faits, que nous adoptons.

Nous mettons en relief ce fait *que la moelle adulte* n'est pas, à proprement parler, un organe hématopoiétique en elle-même, c'est-à-dire qu'elle ne renferme pas d'éléments spéciaux, seuls capables d'engendrer des hématies, mais *que c'est un tissu éminemment favorable à leur multiplication, grâce à l'abri fourni, à la lenteur de la circulation et à l'abondance de matériaux nutritifs.*

Nous ne voulons pas terminer sans présenter quelques considérations générales sur la pneumaticité et ses causes, bien que, ce faisant, nous nous écartions un peu de notre sujet. Dès la découverte des sacs aériens et de la pneumaticité, les naturalistes se sont efforcé d'en découvrir la cause et la signification, et les avis les plus divers ont été donnés. Les uns ont voulu y voir une adaptation au vol (Sappey) ; les autres un mécanisme de double respiration (Cuvier, P. Bert) ; d'autres considèrent les sacs aériens comme des organes d'hématose au même titre que les poumons (Owen), ou du moins comme des vestiges d'une adaptation à la respiration (Ed. Perrier) ; d'autres ont pensé qu'ils servaient à protéger l'oiseau contre les accidents qu'entraîneraient de brusques changements dans la pression atmosphérique (Foley), ou qu'ils leur serviraient à obtenir leur puissance de voix caractéristique, ou enfin que la pneumatisation était la conséquence du mouvement d'expansion du poumon (Campana). Certes, toutes

ces explications peuvent être soutenues et elles renferment sans doute toutes une part de vérité, mais aucune ne nous paraît donner la *raison ultime* du phénomène.

Récemment, M. Anthony, du Museum, écrivait les lignes suivantes : « On a voulu rattacher directement la pneumaticité osseuse à l'adaptation de la vie aérienne. Il semble aujourd'hui qu'il n'en est rien et que ce caractère paraît antérieur à l'habitude de voler ; beaucoup de Dinosauriens le possédaient en effet. Il est donc vraisemblable que, née sous l'influence de causes morphogéniques encore inconnues, la pneumaticité osseuse s'est conservée et développée davantage chez les animaux volants, par le fait de la sélection naturelle dont l'intervention est parfaitement compréhensible dans ce cas. » *(L'adaptation à la locomotion aérienne,* article paru dans la *Revue scientifique,* n° du 2 juillet 1910).

Qu'il nous soit permis de faire une rapide incursion dans le domaine de la Paléontologie pour appuyer notre proposition, à savoir que : *La Pneumatisation a pour but l'allègement du poids de l'animal pneumatisé.*

Les Oiseaux fossiles et les Ptérosauriens qui volaient avaient leurs os pneumatisés, nous n'en parlerons pas, et nous nous arrêterons seulement à l'ordre des Dinosauriens, reptiles terrestres, qui apparurent dans le Trias et subsistèrent jusque dans le Crétacé supérieur. Le sous-ordre le plus ancien, celui des Sauropodes, comprenait des êtres très lourds, dont tous les os étaient pleins. La pneumaticité commence dans le sous-ordre des Théropodes, dont une famille seulement, les Zanclodontidés, ont les os pleins. Chez les Mégalosauridés apparaissent de petites cavités dans les os des membres postérieurs et des vertèbres. Les Anchisauridés ont les vertèbres et les os des membres creux ; chez les Cœluridés, tous les os du squelette sont pneumatisés ; il en est de même dans la famille des Compsognathidés. Or, à mesure que les os

se pneumatisent, on constate que les animaux deviennent plus légers, plus lestes. Ainsi, chez les Orthopodes, le troisième sous-ordre des Dinosauriens, chez lesquels d'ailleurs les caractères aériens sont les plus accentués, la posture ordinaire de l'animal est la station verticale. En outre, d'après de Lapparent, ces animaux étaient d'une agilité remarquable, bondissant à la façon des Kangourous. Les oiseaux qui, dans l'ordre évolutif, leur ont succédé en passant par les Ptérosauriens, présentent ce caractère de légèreté à un degré plus élevé encore ; les meilleurs voiliers ayant les os les mieux pneumatisés. On peut ainsi constater une marche parallèle entre la pneumatisation et la faculté de mouvements rapides chez les animaux.

Les Autruches, qui n'utilisent pas leurs ailes pour le vol, ont tous les os des membres antérieurs pleins ; mais leurs fémurs renferment des cavités pleines d'air ? N'y aurait-il pas là un rapport avec la grande rapidité de leur course, une influence dynamique ? Cela paraît d'autant plus probable que les Palmipèdes, bons nageurs, ont leurs membres postérieurs pneumatisés. Il n'est pas jusqu'aux mammifères volants, de l'ordre des Chéiroptères, qui n'aient les os pneumatisés. Et il serait intéressant de savoir si tous les animaux adaptés aux mouvements aériens ne possèdent pas quelques parties de leur squelette pneumatisées ? Il y aurait lieu d'orienter des recherches dans ce sens et, en cas d'affirmative, ce serait un argument puissant en faveur de notre proposition.

L'allégement de poids produit par la pneumatisation n'est pas négligeable, nous avons vu que, dans les premières semaines de la vie, la moelle pèse jusqu'aux 2/5 du poids de l'humérus. Plus tard, alors que la cavité aérienne a considérablement augmenté de volume, le poids de la moelle peut atteindre aisément la moitié du poids total du squelette.

Nous pensons, en résumé, *que la pneumaticité des os n'est pas un caractère propre aux oiseaux et aux animaux qui volent, mais un caractère général, actuel ou futur, de tous les vertébrés dont le corps, adapté à une locomotion rapide et aérienne, a besoin d'une faible densité.*

C'est une manifestation de la grande force évolutrice, qui toujours, tend vers plus de perfection et qu'on a le grand tort, dans certains milieux, de considérer comme aveugle.

CHAPITRE VII

CONCLUSIONS

1) La régression de la moelle commence seulement au moment où l'air pénètre dans l'os, alors que se sont établies les relations entre la cavité médullaire et le sac aérien. L'air ne vient pas remplir une cavité déjà creusée. La pneumatisation totale de l'humérus dure cinq semaines chez le poulet.

2) Le processus de pneumatisation est surtout rapide dans les débuts. Au moment de la pénétration active de l'air dans l'os, l'oiseau passe par une période de croissance rapide.

3) Le sac aérien, s'il pénètre à l'intérieur de l'humérus, ne joue aucun rôle mécanique dans la pneumatisation. C'est uniquement à l'action de l'air que l'on doit attribuer la résorption de la moelle.

4) L'action de l'air est très probablement double : physique et chimique.

5) Les parois des artérioles de la moelle sont très épaisses, probablement en raison de fonctions vasomotrices importantes. Les capillaires artériels ne paraissent pas s'aboucher aux lacunes veineuses.

6) Dans la moelle jeune, les leucocytes mononucléaires, serrés, affectent des formes polyédriques. Dans la moelle

de l'oiseau anémié, nous avons trouvé des intermédiaires entre les leucocytes granuleux et les leucocytes hémoglobinifères.

7) Il faut noter la présence presque constante, dans la moelle en voie de régression, de plages gélatineuses avec éléments enrobés.

8) Dans la moelle en voie de pneumatisation, tout se passe comme si les éléments, en particulier ceux de la série leucocytaire, subissaient de la part de l'air un tropisme positif. Puis, arrivés en contact avec ce fluide, les éléments sont détruits par celui-ci, ils se désagrègent et constituent une masse d'apparence fibreuse. C'est une sorte de feutrage, essai éphémère de défense contre l'envahissement de l'air.

9) Pendant la pneumatisation, les vaisseaux de la partie non encore pneumatisée subsistent intacts avec les éléments qu'ils renferment. Il n'y a pas, comme on l'a prétendu, de ralentissement dans la nutrition, causé par un soi-disant rétrécissement du trou nourricier.

10) Le réticulum et le réseau vasculaire restent pendant une ou deux semaines accolés à la paroi interne de l'humérus. Puis ils finissent par disparaître, vraisemblablement en s'incorporant à la substance osseuse.

11) Des trabécules osseuses se constituent après la disparition de la moelle. Elles poussent comme des végétations à l'intérieur de l'os.

12) Dès le plus jeune âge, la moelle emmagasine une partie de la graisse de l'œuf et la fonction de réserve se continue pendant la vie. Il n'y a donc pas, à proprement parler, de dégénérescence adipeuse tardive de la moelle.

13) La saignée active la fonction hémopoiétique de la moelle et ralentit la pneumatisation.

14) L'injection d'une masse obturante dans le prolongement huméral du sac cervical, en empêchant pendant

quelques jours la pénétration de l'air dans l'os, retarde d'autant la pneumatisation.

15) En cas de fracture ou de blessure de l'os, la moelle réapparaît seulement en arrière du cal, là où l'air ne pénètre pas. Cette moelle de reconstitution semble être un simple agrégat d'éléments.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Besançon, le 30 Juillet 1910.

LE RECTEUR,

H. PADÉ.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1) *Frédéric II.* — Reliqua librorum Frederici Imperatoris de arte venandi cum Avibus. Edit. Scheider. Anno 1788. T. 1, p. 39.

2) *Coiter.* — De Avium aspera arteria, pulmonibus, etc. In-fol., 1573, p. 131.

3) *Harvey.* — Exercitationes de generatione animalium. Anno 1651.

4) *Fabrice d'Aquapendente.* — De respiratione et ejus instrumentis. 1687. Œuvres complètes.

5) *Méry.* Observations sur la peau d'un pélican, in. Mem. Acad. Scien. Paris, 1730.

6) *Vicq d'Azyr.* — Premier mémoire pour servir à l'anatomie des oiseaux, in Mem. Acad. Sci., p. 617. — Deuxième mémoire pour servir à l'anatomie des oiseaux, in Mem. Acad. Sci., p. 570. Anno 1773.

7) *Camper.* — Mémoire sur la structure des os dans les oiseaux. Académie des sciences, Mémoires des savants étrangers pour 1773. Paris, 1776. T. VII, p. 328.

8) *Hunter.* — An account of certain receptacles of air in birds which communicate with the lungs and are lodged both among the fleschy parts and the hollow bones of the animals, in Philosop. Transact. Anno 1774, t. LXIV.

9) *Merrem.* — Uber die Luftwerkzeuge der Vögel, in Sammlung vermischter Abhandlungen zur Aufklärung der Zoologie. Berlin, 1784, p. 323-332.

10) *Girardi.* — Saggio di osservazioni anatomiche interno agli organi della respiratione degli Uccelli, in Mem.

di mathematica della societa italiana. Verona, 1784. T. II, 2e part.

11) *Malacarne.* — Conferma delle osserv. anat. intorno agli org. della respir. degli Uccelli. Verona, 1788, t. IV.

12) *Albers.* — Versuche uber das Athmenhohlen der Vögel, in. Beitrage zur Anat. und Phys. der Thiere. 1802.

13) *Cuvier.* — Anatomie comparée, 1805. 1re édit. T. IV, p. 327.

14) *Vrolik.* — Camper's und Hunter's Gedanken über den Nützen der Rohrenknochen der Vögeln. In. Reil's Arch. für die Physiol. 1805. T. VI.

15) *Nitzsch.* — Osteografische Beiträge zur Naturgeschichte der Vögel. Leipzig. Anno 1811.

16) *Tiedemann.* — Anat. und Naturgesch. der Vögel. Zool. 1812, t. II.

17) *Rathke.* — Uber die Entwickelung der Athmenwerkzeuge bei den Vögeln und Saügethieren, in. Nov. act. Acad. Nat. cur. 1828. T. XIV.

18) *Colas.* — Essai sur l'organisation du Poumon des Oiseaux, in Jour. Compl. du Diction. des sciences médicales, t. XXIII. Anno 1825.

19) *Nitzsch.* — Ueber die Pneumaticität und einige andere Merkwürdigkeiten des Skelettes des Kalaos. Merckels Arch. T. I. Anno 1826.

20) *Richard Owen.* — Art. : Aves in Todd's Cyclopedia. T. 1. Anno 1835 et The Anatomy of the vertebrates. Vol. II.

21) *Jacquemin.* — Lettres sur la pneumatisation du squelette des oiseaux, in. Nova. Acta Acad. Nat. curios. T. XIX. — Annales scien. nat. Zool. 2e série, t. V. An. 1836.

22) *Jacquemin.* — Mémoire sur la pneumaticité des oiseaux, in. Novarum actorum Acad. nat. curios. Breslau. T. VII. Anno 1842.

23) *John Hunter.* — Œuvres complètes. Paris, 1843. T. IV.

24) *Flourens.* — Mémoires d'anatomie et de physiologie. Paris, 1844.

25) *Guillot.* — Mémoire sur l'Appareil respiratoire des Oiseaux. Ann. sc. nat. zool. 2e sér., t. IV. An. 1846.

26) *Sappey.* — Recherches sur l'Appareil respiratoire des Oiseaux. Paris, 1847.

27) *Robin.* — Comptes rendus de la Société de biologie. An. 1849, p. 119.

27 *bis*) *Siebold et Stannius.* — Manuel de physiologie et d'anatomie comparée. An. 1850.

28) *Longet.* — Respiration des oiseaux. T. I. Anno 1859.

29) *Paul Bert.* — Sur quelques points de l'anatomie du Fou de Bassan, in. Bull. soc. philomathique. T. II, An. 1865.

30) *Milne-Edwards.* — Observations sur l'appareil respiratoire de quelques oiseaux, in. Ann. sc. nat. Zool., 5 série. T. III. Anno 1865.

31) *Parker.* — On the Osteology of gallinaceous birds, in. Transact. of. the Zool. soci. London. T. V. Anno 1866.

32) *Milne-Edwards.* — Note additionnelle au mémoire précédent, in. Ann. des sc. nat. Zool. 5e série. T. VII. An. 1867.

33) *Neumann.* — Uber die Bedeutung des Knochenmarks für die Blutbildung, in Centralblatt. An. 1868.

34) *Bizzozero.* — Sul midollo delle ossa. 1869, in Gazetta medica Italiana.

35) *Bizzozero.* — Neue Untersuchungen über den Bau des Knochenmarks bei den Vögeln, in. Arch. für mikr. Anat. Bd. 35.

36) *Denys.* — Sur la structure de la moelle des os et la genèse du sang chez les oiseaux, in La cellule. T. IV.

37) *Paul Bert.* — Leçons sur la Respiration. Anno 1870.

38) *Campana.* — Physiologie de la respiration chez les oiseaux. Paris, 1875.

39) *Strasser.* — Uber die Lufsäcke der Vögel. Leipzig, 1877.

40) *Boulart.* — Notes sur un système particulier des sacs aériens, in Bull. de soc. philom. 7e série. T. III. An. 1879.

41) *Plateau.* — Procédé pour la préparation et l'étude des sacs aériens des oiseaux, in Zool. Anzeiger III, n° 57. An. 1880.

42) *Rindfleisch.* — Uber Knochenmark und Blutbildung, in Arch. f. Mikros. Anat. Tome 17. Anno 1880.

43) *Malassez.* — Sur l'origine et la formation des globules rouges dans la moelle des os, in Arch. Physiol. Tome 9. Anno 1882.

44) *M^lle Bignon.* — Contribution à l'étude de la pneumaticité chez les oiseaux. Paris, 1889. Thèse.

45) *G. Roché.* — Etude anatomique des réservoirs aériens, in Annales sc. nat. Zool. Anno 1891.

46) *Luzet.* — Régénération du sang après saignées chez l'oiseau, in Comptes rendus Société biologique. Anno 1891.

47) *Headley.* — The air sacs and hollow bones of Birds, in Natur science. Vol. III. Anno 1893.

48) *Lucey.* — Note on the air sacs and hollow bones of birds in Natur science. Vol. IV. Anno 1894.

49) *Carl Vogt.* — Traité d'anatomie comparée. An. 1894.

50) *Hoyer.* — Uber Knochenmark, in Schalbes Jahresbericht.

51) *Wildermuth.* — Der feinere Bau der lufthaltigen Vogelknocken nebst Beiträgen zur Kenntnis ihrer Entwickelung, in Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. Bd. XI. Hf. IV.

52) *M^me Blumstein.* — Die Pneumatisation des Markes der Vogelknochen, in Anat. Hefte. Merkel et Bonnet. Bd. 29. Heft 87. Anno 1905.

53) *M^lle Mira Lurje.* — Uber die Pneumatisation des Taubenschädel, in Anat. Hefte von Merkel und Bonnet. Bd. 31. Heft 93. Anno 1906.

54) *Jolly.* — Sur l'évolution des cellules de la moelle osseuse au cours du développement. C. R. soc. biologique. Anno 1906. T. 60.

55) *M^lle Vera Dantschakoff.* — Entwicklung des Knochenmarks bei den Vögeln, in Arch. für. mikroskopische Anat. Bd. 74. Heft 4. Anno 1909.

Planche I

Planche I

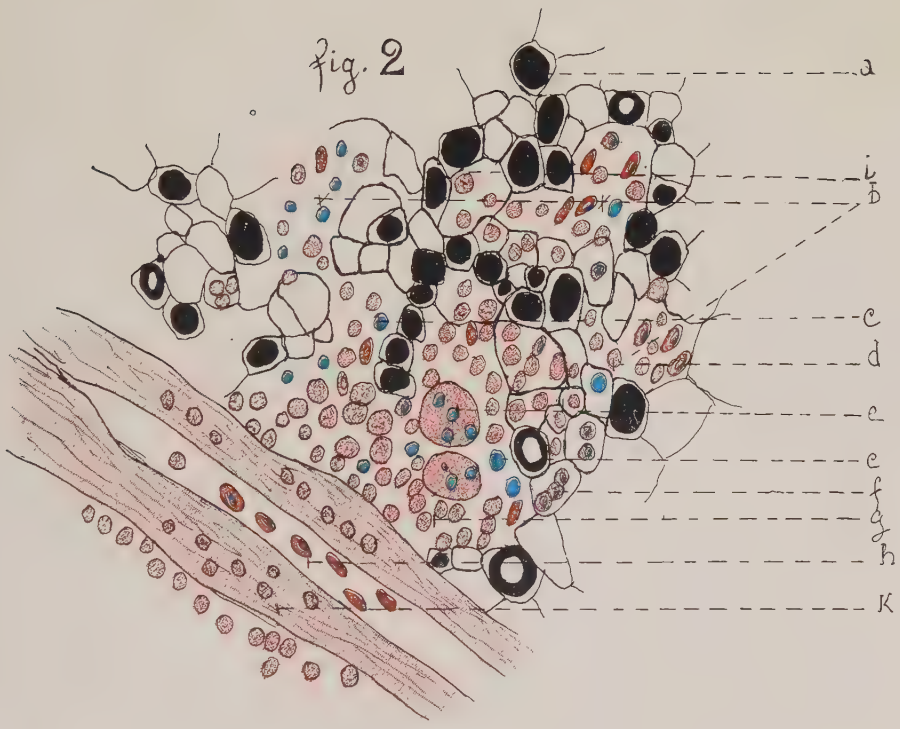


Planche II

fig. 1

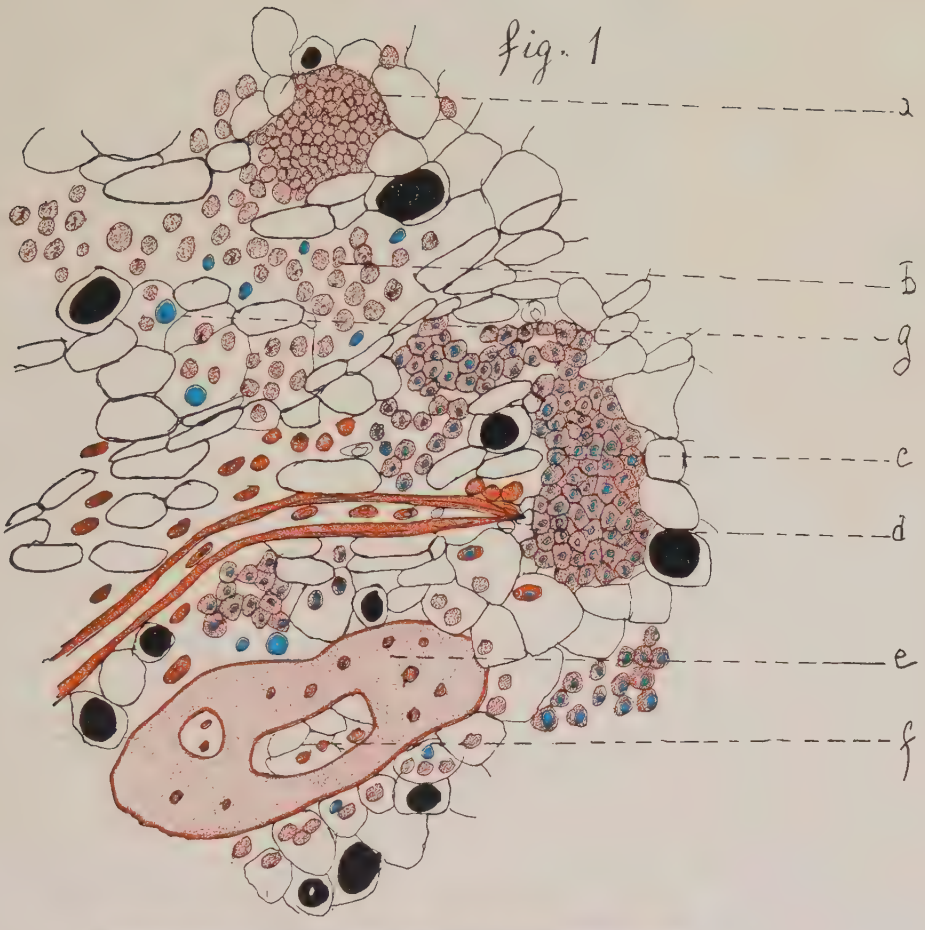


Fig 2

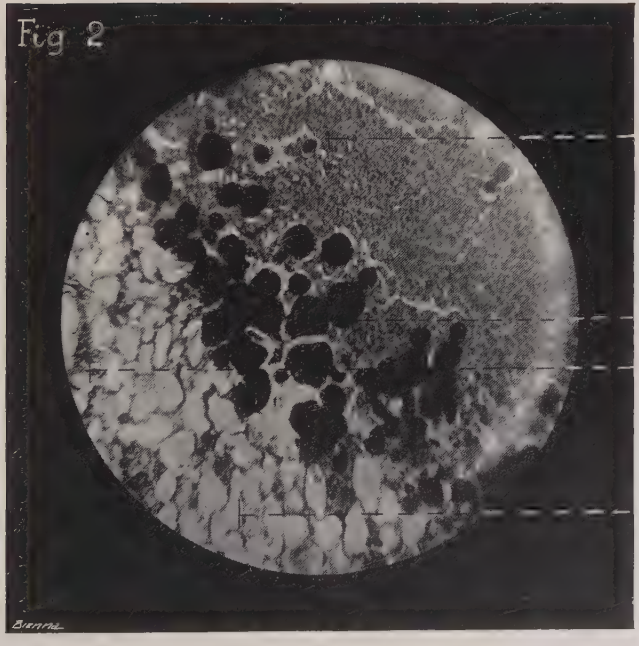
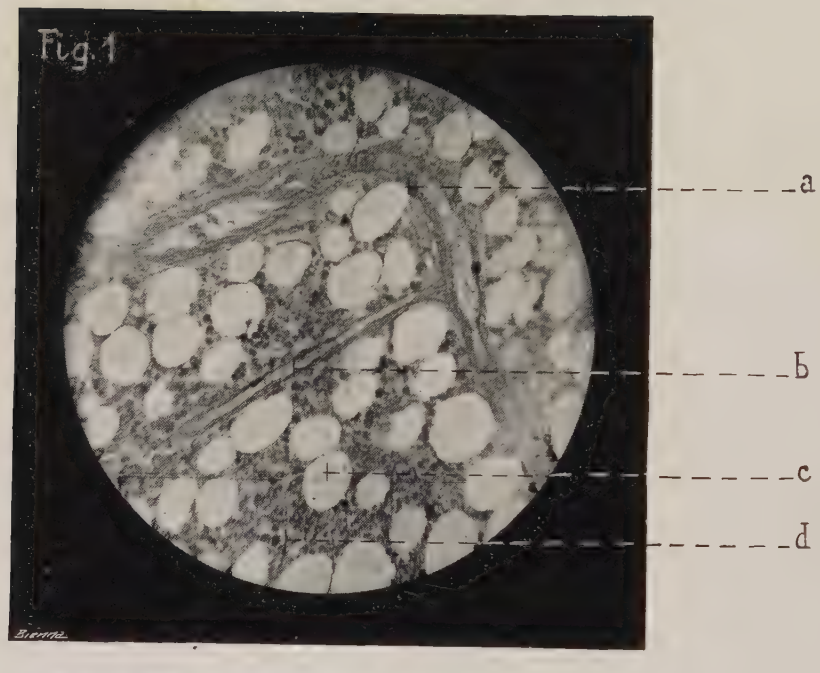


Planche III



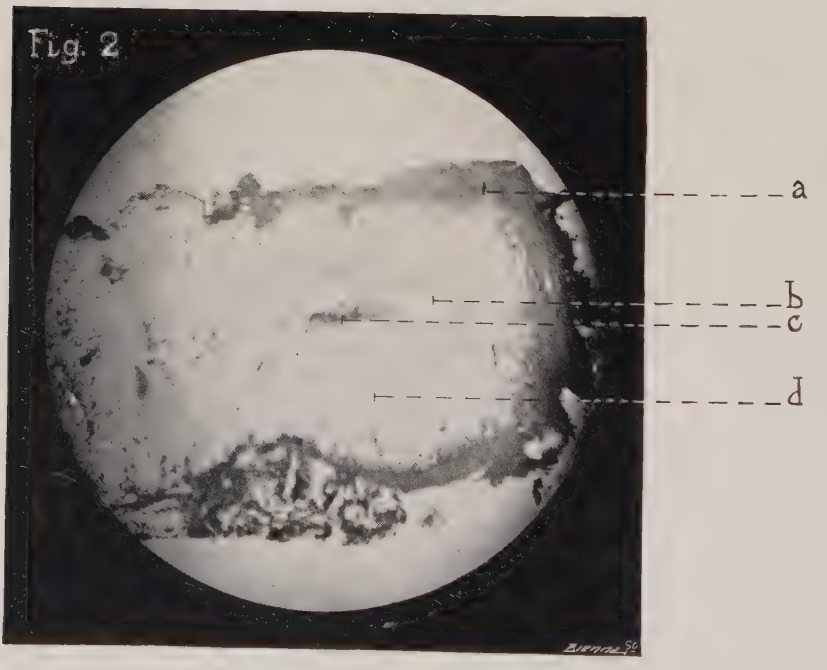


Planche III

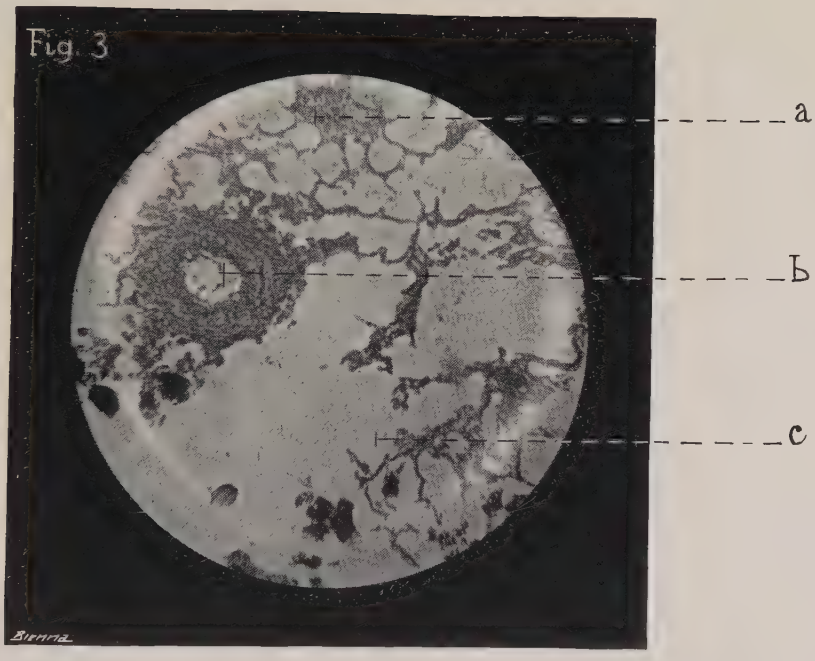


Planche IV

fig. 1

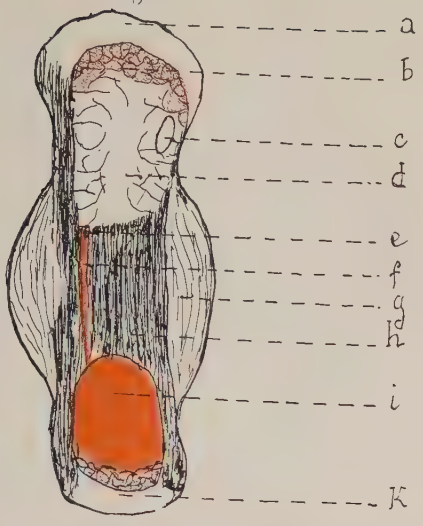


fig. 2

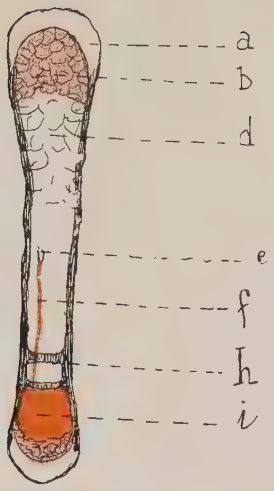


fig. 3

EXPLICATION DES PLANCHES

—

PLANCHE I

FIG. 1. — *Dessin de moelle de poulet un jour avant l'éclosion.*

a) Une artériole à paroi musculaire épaisse.
b) Lumière de l'artériole avec hématies.
c) Une cellule adipeuse.
d) Plage de leucocytes éosinophiles.
e) Mailles du réticulum conjonctif.
f) Plage de leucocytes mononucléaires polyédriques.

FIG. 2. — *Moelle de poulet à un jour.*

a) Une des nombreuses cellules adipeuses.
b) Lacunes veineuses (capillaires veineux).
c) Un petit lymphocyte.
d) Leucocyte hémoglobinifère.
e) Myéloplaxe.
f) Leucocyte mononucléaire.
g) Plage de leucocytes éosinophiles, basophiles et neutrophiles.
h) Artériole en section longitudinale avec hématies.
i) Leucocyte basophile.
k) Paroi de l'artériole avec éosinophiles la traversant.

PLANCHE II

Fig. 1. — *Moelle de trois semaines.*

a) Plage de petits leucocytes basophiles.
b) Grands et petits éosinophiles.
c) Plage de mononucléaires polyédriques.
d) Capillaire artériel en coupe longitudinale.
e) Plage de moelle gélatineuse avec lacunes et leucocytes enrobés.
f) Une lacune avec des fragments de réticulum.
g) Un grand lymphocyte.

Fig. 2. — *Photographie de moelle pendant la pneumatisation.*

a) Zone au contact direct de l'air avec de nombreux éléments, principalement de la série leucocytaire.
b) Zone médiane adipeuse.
c) Lacune veineuse avec éléments.
d) Zone interne dans laquelle les alvéoles sont vides.

PLANCHE III

Fig. 1. — *Photographie de moelle de quatre semaines montrant un vaisseau.*

a) Artériole.
b) Capillaire artériel.
c) Alvéole du réticulum.
d) Espaces interlacunaires bourrés d'éléments.

Fig. 2. — *Vue d'ensemble de la moelle humérale de poulet, à six semaines.*

a) Zone aérée, fibreuse et protectrice.
b) Une lacune.

c) Vaisseau central.
d) Zone interne. Les alvéoles réticulaires sont vides de leurs éléments.

Fig. 3. — *Photographie d'une portion de moelle où l'air vient de pénétrer.*

a) Une lacune veineuse où il reste quelques éléments.
b) Artériole.
c) Les mailles du réticulum sont déchirées.

PLANCHE IV

Fig. 1. — *Dessin d'humérus fracturé (poulet).*

a) Tête brachiale de l'humérus, partie cartilagineuse.
b) Os spongieux avec moelle épiphysaire.
c) Pertuis aérifère.
d) Partie de la cavité où l'air pénètre.
e) Trou nourricier.
f) Artère nourricière.
g) Tissu conjonctif ambiant.
h) Cal au niveau de la fracture.
i) Moelle rouge dans la portion de la cavité médullaire où l'air ne pénètre pas.
k) Extrémité antibrachiale de l'humérus.

Fig. 2. — *Dessin d'humérus blessé.*

Même notation que pour la figure précédente.

Fig. 3. — *Humérus pneumatisé, photographié aux rayons X.*

Les trabécules osseuses sont visibles en noir.

Tibia plein de moelle, photographié aux rayons X.

Tibia vidé de sa moelle, photographié aux rayons X.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ :

LA

SYMBIOSE ALGO-LICHÉNIQUE

Montbéliard — Sté Anonyme d'Imprimerie Montbéliardaise

Montbeliard. — Ste Anonyme d'Imprimerie Montbéliardaise.